

## SELOSTUS

PLANKTONTUTKIMUKSIA POHJANPITÄJÄN LAHDELLA JA SIIHEN LIITTYVÄLLÄ MERIALUEELLA. VI. ELÄINPLANKTONIN KVANTITATIIVISESTA JAKAUTUMISESTA JA PYSTYSUORISTA VAELLUKSISTA

Eläinplanktonin vertikaalinen jakautuminen ja vuorokautiset vaellukset vesikerroksesta toiseen sekä näiden suhteet eri ympäristötekijöihin näyttävät tutkimusalueen erikoislaatuisen hydrografian takia olevan erittäin monimutkaisia. Tässä tutkimuksessa esitetty aineisto on lähinnä katsottava perusaineistoksi myöhempiä tutkimuksia varten. Tässä mielessä on teoksen alkuosassa käsitelty erilaisten hydrografisten tekijöiden vertikaalieroavuuksia ja esitetty joukko valonvoimakkuuden mittausten tuloksia.

Teoksen IV osassa selvitetään eläinplanktonin kvantitatiivista esiintymistä pintavedessä. V osassa käsitellään eräiden yleisimpien planktoneläinlajien vertikaalista ja horisontaalista jakautumista tutkimusalueella. VI osassa käsitellään hypolimnionissa ja epilimnionissa tavattujen keskimääräisten yksilömäärien suhdetta. VII osassa esitellään eräitä vuorokautisia näytesarjoja, jotka on otettu planktonin vertikaalivaellusten selvittämiseksi. VIII osassa käsitellään planktereiden vaellusintensiiteettiä ns. suppilomenetelmän avulla saatujen näytteitten valossa ja IX osassa esitetään yhteenveto niistä eri menetelmillä saaduista tuloksista, jotka tavalla tai toisella valaisevat eläinplanktonin vertikaaliesiintymistä ja pystysuoria vaelluksia tutkimusalueella.

ANNALES ZOOLOGICI SOCIETATIS ZOOLOGICÆ BOTANICÆ FENNICÆ 'VANAMO'  
(ANN. ZOOL. SOC. 'VANAMO')  
TOM. 22. N:o 4.

SUOMALAISEN ELÄIN- JA KASVITIEETEELLISEN SEURAN VANAMON ELÄINTIETEELLISIÄ JULKAISUJA  
OSA 22. N:o 4.

METAMORPHOSE UND  
VERWANDTSCHAFTSBEZIEHUNGEN DER GATTUNG  
CLUNIO HAL. (DIPT.)  
(TERRESTRISCHE CHIRONOMIDEN XXIV)

KARL STRENZKE

(Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Wilhelmshaven)

Mit 41 Abbildungen

Selostus:

Clunio-surviaissäaskisuvun muodonvaihdos ja sukulaisuussuhteet

## I N H A L T

	Seite
I. Einleitung .....	1
II. Die Metamorphose von <i>Clunio marinus</i> .....	2
1. Imago .....	2
A. Männchen .....	9
B. Weibchen .....	11
C. Imaginalmaterial verschiedener geographischer Herkunft .....	13
2. Puppe .....	15
3. Larve .....	20
III. Die Verwandtschaftsbeziehungen der Gattung <i>Clunio</i> .....	28
IV. Zusammenfassung .....	28
V. Summary .....	29
Literatur .....	30
Selostus .....	30

Eingegangen 20. VII. 1960  
Gedruckt 10. XII. 1960

## I. EINLEITUNG

Die Analyse der Merkmalsbeziehungen von *Thalassosmittia thalassophila* (Bequ. & Goetgh.) hatte gezeigt, dass die Gattung *Thalassosmittia* eine von den terrestrischen Formkreisen der *Orthoclaadiinae-Metrioconemini* abzuleitende Entwicklungslinie repräsentiert (STRENZKE & REMMERT 1957). Aus diesem Befund ergab sich die Frage, ob auch für die um das Genus *Clunio* Hal. gruppierten marinen Chironomiden, die grösstenteils die gleichen oder ähnliche Biotope besiedeln wie die *Thalassosmittia*-Arten (bestimmte subaquatische oder emerse Substratformen des marinen Litorals), derartige phylogenetische Beziehungen nachgewiesen werden können. Die Überprüfung der systematischen Stellung und Homogenität dieser Gruppe, der wegen einer Anzahl morphologischer und bionomischer Sondermerkmale von den meisten Autoren der Rang einer Subfamilie (*Clunioninae*), Tribus oder Sectio (*Clunionini*, *Clunionariae*) eingeräumt wird, war jedoch anhand der vorliegenden Beschreibungen nicht durchführbar.

Im Gegensatz zu einigen durch die sorgfältigen Untersuchungen von TOKUNAGA und WIRTH gut bekannten aussereuropäischen Arten der nach der herrschenden Auffassung eine Teilgruppe der *Clunioninae* bildenden *Telmatogetonini* muss die Kenntnis der Morphologie sämtlicher Metamorphosestadien der europäischen Arten, vor allem des Genus *Clunio* selber, als unzureichend bezeichnet werden. Die über die Imagines vorliegenden morphologischen Daten (letzte zusammenfassende Bearbeitung: GOETGHEBUER 1950) basieren offensichtlich grösstenteils auf den immer wieder von älteren Autoren übernommenen Beschreibungen und Figuren. Abgesehen von der daraus resultierenden unsicheren Beurteilung des taxonomischen Ranges mancher Arten und Unterarten (z.B. *Clunio adriaticus* Schiner, *Cl. adriaticus balearicus* Bezzi, *Cl. marinus aegypticus* Kieff.) bilden sie keine brauchbare Grundlage für den Vergleich mit anderen Gattungen und die begonnenen experimentellen Untersuchungen über die regionalen Unterschiede der Schlüpfrythmik. Noch weniger genügt die neueste Darstellung der Jugendstadien von *Clunio marinus* (Hal.) durch LENZ (1950) besonders in der Qualität der Abbildungen den Anforderungen, die an eine moderne Metamorphosebeschreibung zu stellen sind.

Ziel der vorliegenden Arbeit musste es daher zunächst sein, die systematisch wichtigen Merkmale der Metamorphosestadien des Generotypus (*Clunio marinus* Hal.) festzulegen. Darauf basierend soll dann versucht werden, die systematische Stellung von *Clunio* und die phylogenetische Homogenität des durch diese Gattung repräsentierten Taxons unter dem einleitend genannten Gesichtspunkt zu analysieren und damit gleichzeitig die von den meisten Autoren bisher in den Vordergrund gestellte, grundsätzlich aber weniger wichtige Frage nach dem absoluten systematischen Rang der Verwandtschaftsgruppe erneut zu überprüfen.

## II. DIE METAMORPHOSE VON CLUNIO MARINUS

## 1. Imago

## A. Männchen

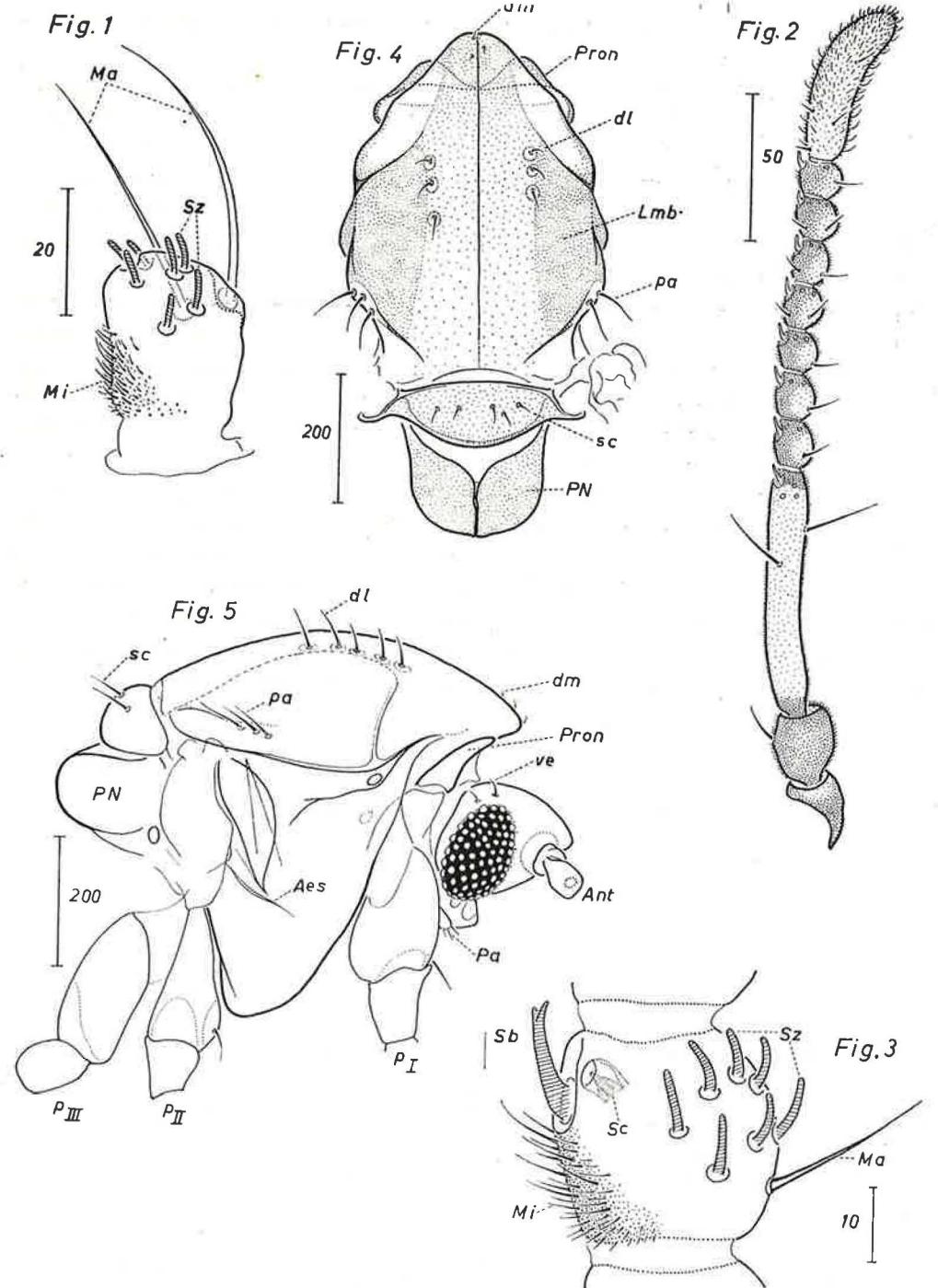
**Kopf.** Stirnfortsatz nicht deutlich begrenzt. Die Antennenbasen stehen dicht nebeneinander. Augen im Umriss elliptisch, dicht behaart (Fig. 5). 1.4 (1-2)<sup>1</sup> Vertexborsten (ve, Fig. 5) am hinteren Augenrand. Clypeus ohne Borsten. Palpus eingliedrig, mit 2.8 (2-5) lateral und distal stehenden Makrotrichien (Ma, Fig. 1) und 6-8 in flachen Gruben inserierenden zylindrischen Sensillen (Sz). Labellen mit je 0-1 Borsten.

**Antenne.** 11 gliedrig (Fig. 2). Scapus, Pedicellus, Proximal- und Distalabschnitt von Glied 3 sowie die Glieder 4-10 (mit Ausnahme des den grossen konischen Sensillen gegenüber liegenden Teils) dunkelbraun. Die übrigen Teile der Antenne farblos oder blassbraun. Längenverhältnis der Glieder 2:3:4-10:11 (bezogen auf die Länge von Glied 3-10 = 1<sup>2</sup>) = 0.3 (0.12-0.14):0.43 (0.42-0.45):0.57 (0.55-0.58):0.31 (0.28-0.37). Die Form der Antennenglieder geht aus Fig. 2 hervor; die wiedergegebene Krümmung und schwache keulige Verdickung des Endgliedes tritt nur in Seitenansicht<sup>3</sup> hervor. Zahl der Makrotrichien (Ma, Fig. 3) auf dem Flügellum (Glied 2-11) = 0.7 (0-1):2.0:1.0 (0-1):1.4 (1-2):1.2 (1-2):1.4 (0-2):1.4 (1-2):1.2 (0-2):1.5 (1-2):4.3 (3-5). Die durchschnittliche Länge und Stellung der Makrotrichien geht aus Fig. 2 hervor. An Sensillen finden sich 3 Typen: 1. lang konische, relativ grosse Sinneskegel (Sensilla basiconica); sie sind distal stark geschwungen und oft schwach gegabelt (Sb, Fig. 3). Die Sb stehen einzeln, selten zu zweien, in einer grossen flachen Grube im Distalabschnitt der Glieder 3-10. 2. Kürzere zylindrische Sinneszapfen (Sz) inserieren in grösserer Zahl auf der den Sb gegenüber liegenden Seite der Glieder 4-10, in geringerer Zahl auch im Distalteil von Glied 3. Sehr dicht stehen sie auf der anti-axialen Fläche des 11. Gliedes; hier sind sie apikal stärker zugespitzt und hakig gekrümmt. 3. Die Grubenkegel (Sensilla coeloconica, Sc) zeigen folgende Verteilung 3.7 (3-5) paraxial neben den Sb von Glied 3; je einer paraxial neben den Sb von Glied 4, 5 und 9 (können fehlen); seltener auch auf Glied 6 (= 0.3), 7 (= 0.3) und 8 (= 0.1), nie auf Glied 10 beobachtet. Auf Glied 11 steht eine Gruppe von 4.2 (3-6) Grubenkegeln in

<sup>1</sup> Den Zahlenangaben der Diagnosen (♂, ♀, Puppe) liegen je 10 aus Freilandlarven im Laboratorium geschlüpfte Individuen zugrunde. Für die Beschaffung des Larvenmaterials (Fundort: Helgoland, vgl. CASPERS 1951, p. 496) bin ich der Biologischen Anstalt Helgoland und Herrn J. MOELLER, Kiel, zu Dank verpflichtet.

<sup>2</sup> Die Länge von Glied 3-10 wurde als Bezugsgrösse gewählt, um den Vergleich mit anderen Chironomiden, bei denen der Scapus nicht als freies Glied ausgebildet ist, zu erleichtern. Die relative Länge von Glied 11 der *Clunio*-Antenne entspricht also dem in der Chironomidentaxonomie gebräuchlichen AR-Wert.

<sup>3</sup> Die Antennen sind, wie auch bei den folgenden Angaben über die Lagebeziehungen zum Körper (paraxial, anti-axial), am Tier gerade nach vorn gestreckt gedacht.



*Clunio marinus*. Fig. 1. ♂. Palpus, paraxial. Mikrotrichien (Mi) nur links an der Basis gezeichnet. — Fig. 2. ♂. Antenne, paraxial. — Fig. 3. ♂. Antenne, 6. Glied, paraxial. Mikrotrichien (Mi) nur links an der Basis gezeichnet. — Fig. 4. ♂. Thorax, dorsal. — Fig. 5. ♂. Kopf und Thorax, lateral. Pron = Pronotum, Ant = Basalglieder der Antenne, Pa = Palpus, P I-III = Basalglieder der Beine I-III, PN = Postnotum. Übrige Bezeichnungen s. Text.)

der proximalen Hälfte der Paraxialfläche, eine weitere Gruppe mit 3.2 (2–4) Sc dicht unterhalb der Spitze.

**Thorax** (Fig. 4). Loben des Pronotums (*Pron*) in Seitenansicht nach vorn keilförmig auslaufend; in Dorsalansicht median durch eine tiefe Einbuchtung getrennt; ohne Makrotrichien, Mesonotum hell gelbbraun; die Lateralbinden (*Lmb*) etwas dunkler, Oralbinden (*Omb*) und Centralarea (*Ac*) fehlen. Medianlinie dunkel. Scutellum weisslich. Die gesamte Dorsalfläche des Thorax dicht mit unterschiedlich starken Mikrotrichien bedeckt. Chaetotaxie des Thorax (Bezeichnungen nach STRENZKE 1959, p. 3):  $dm = 3.0$  (2–5),  $ac = 0$ ,  $dl = 3.7$  (2–5),  $pa = 3.5$  (2–5),  $sa = 0$ ;  $sc = 4.8$  (4–6). Die  $dm$  sind winzige Spitzborsten, die weit oral dicht jederseits neben der Medianlinie stehen. Die  $dl$  bilden jederseits eine einfache Reihe am Lateralrand der *Lmb*; ihre Insertionsstellen sind von grossen hellen Höfen umgeben. Analwärts setzt sich die Reihe der  $dl$  in einige punktförmige helle Flecke fort. Mesothorax in Seitenansicht weit über den Kopf vorgezogen; Anepisternalisutur (*Aes*) kurz aber deutlich (Fig. 5).

**Flügel** (Fig. 6). Länge = 1.16 (1.10–1.20) mm (vgl. Anm. S. 12). Flügelfläche fein punktiert; Färbung im durchfallenden Licht schwach bräunlich, im auffallenden Licht milchig weiss. Form und Aderung der Flügel gehen aus Fig. 6 hervor (vgl. EDWARDS 1929, Taf. 19.7; die Figuren GOETGHEBUERS, 1950, geben den Aderverlauf nicht richtig wieder<sup>1</sup>). Zahl der Borsten auf  $ba = 1$ ,  $r = 2.9$  (2–3),  $r_1 = 1.6$  (1–2),  $r_{4+5} = 2.5$  (1–3). *C* ist proximal (bis etwa zur Mitte von *r*) einzeilig, apikal unregelmässig 2zeilig beborstet. Ein kleines Ringorgan (*RO*) über  $r_m$ , ein

Tabelle 1. Relative Längen der Beinglieder (PR, bezogen auf Tibialänge = 1) von *Clunio marinus*. Durchschnitts- und Extremwerte von je 10 ♂♂ und ♀♀.

	Co	Tr	Fe	Ti	Ta <sub>1</sub>	Ta <sub>2</sub>	Ta <sub>3</sub>	Ta <sub>4</sub>	Ta <sub>5</sub>
♂ P <sub>I</sub>	0.35 0.31–0.38	0.22 0.21–0.23	0.61 0.78–0.83	1	0.23 0.22–0.25	0.09 0.08–0.09	0.07 0.07–0.08	0.06 0.05–0.07	0.11 0.10–0.12
P <sub>II</sub>	—	0.18 0.17–0.19	1.02 1.00–1.06	1	0.19 0.18–0.22	0.09 0.08–0.10	0.08 0.07–0.08	0.07 0.07–0.08	0.12 0.10–0.13
P <sub>III</sub>	0.41	0.20 0.19–0.21	0.99 0.99–1.00	1	0.36 0.34–0.36	0.14 0.14–0.16	0.21 0.20–0.23	0.08 0.07–0.08	0.13 0.12–0.14
♀ P <sub>I</sub>	0.67 0.62–0.70	0.34 0.30–0.37	1.09 1.04–1.14	1	0.28 0.25–0.30	0.14 0.12–0.17	0.12 0.11–0.14	0.11 0.09–0.12	0.22 0.20–0.25
P <sub>II</sub>	0.68 0.66–0.73	0.30 0.27–0.33	1.34 1.11–1.43	1	0.26 0.24–0.28	0.15 0.12–0.16	0.14 0.12–0.15	0.12 0.11–0.13	0.25 0.22–0.26
P <sub>III</sub>	0.56 0.53–0.60	0.26 0.24–0.28	1.42 1.37–1.45	1	0.41 0.38–0.43	0.19 0.18–0.22	0.35 0.33–0.38	0.13 0.11–0.14	0.25 0.23–0.27

<sup>1</sup> Die von der Basis des  $r_{4+5}$  gebildete Querader ist, wie bereits aus der Figur EDWARDS' hervorgeht, auch bei *Cl. marinus* vorhanden. Der Vorschlag GOETGHEBUERS (1950, p. 5), die Gattung *Clunio* anhand dieses Merkmals in die Untergattungen *Clunio* (ohne Querader) und *Euclunio* (mit Querader) zu gliedern, lässt sich also nicht durchführen (vgl. S. 12).

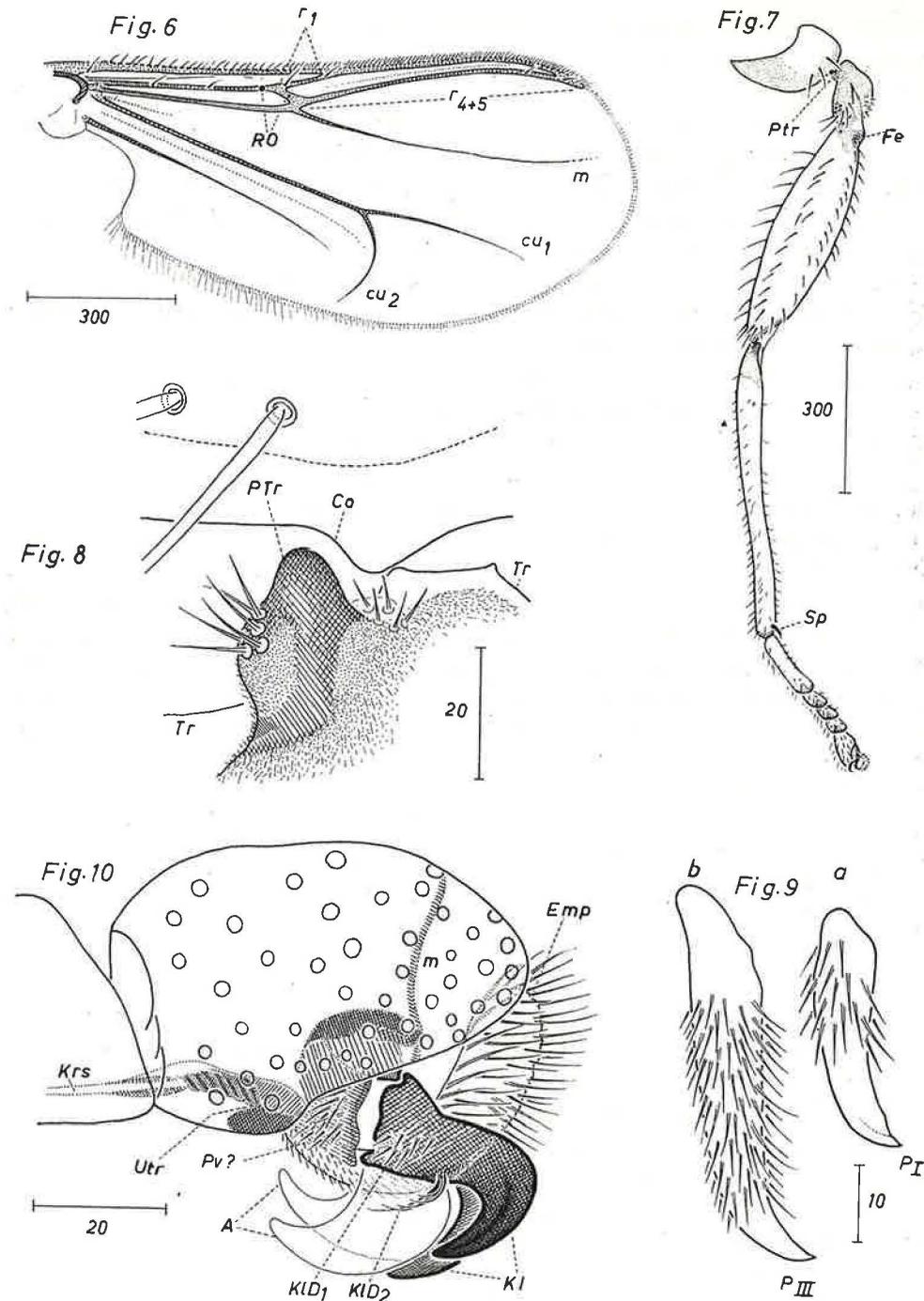
weiteres, grösseres Ringorgan im Apikalteil von *r*. Längenverhältnis  $r_{4+5}$ :  $2 \times$  Proximalteil von  $m = 0.72$  (0.68–0.76);  $r_1$ :  $r_{4+5} = 0.17$  (0.15–0.20) (gemessen wie in Fig. 6 angegeben).

**Beine**. Das Längenverhältnis der Beinglieder (PR) geht aus Tab. 1 hervor. Wie bei den übrigen *Clunio*-Arten (vgl. STONE & WIRTH 1947) ist das 3. Tarsusglied der P III des ♂ durch seine grosse relative Länge ausgezeichnet. Die Tibia I ist deutlich gekrümmt (Fig. 7). Auch das 3. Tarsusglied der P III ist leicht gekrümmt; Krümmung und Torsion sind aber nicht so stark, wie es die (nach trocken präparierten Tieren hergestellte?) von BEZZI (1913, p. 511), THIENEMANN (1921, p. 462) und OKA (1930, p. 259) diskutierte Figur 4 D''' HALIDAYS (1855) wiedergibt.<sup>1</sup> Die von OKA (1930, p. 259 u. fig. 3 c) bei *Cl. pacificus* Edw. gezeichnete (im Text versehentlich auf das letzte Tarsusglied bezogene) tiefe Inzisur der Aussenkante des 3. Tarsusgliedes (P III) war bei *Cl. marinus* auch an frisch geschlüpften Imagines nicht zu beobachten.

Coxa, Trochanter, äusserster Proximalteil von Femur und Tibia braun, im übrigen Beine, mit Ausnahme der sklerotisierten Gelenkteile, weisslich. Coxen mit je einer Gruppe Makrotrichien auf der Medialfläche (auf Coxa I 3 kräftige Borsten, auf Coxa II 7–8 Borsten, von denen nur eine stärker entwickelt ist, auf Coxa III 7–8 schwache Borsten). Trochanter mit je etwa 5 (P I) oder einer (P II und P III) langen und einer Gruppe kurzer Makrotrichien. Im Distalteil der Trochanter und im Proximalteil der Femora (I–III) einige Fensterflecke, die an einigen Stellen zu wabigen Mustern zusammentreten (*Fe*, Fig. 7). Femur, Tibia und Tarsen aller Beine mässig dicht mit Makrotrichien besetzt, die unregelmässige Längsreihen bilden. Auf der Streckseite des 1. und 2. Tarsusgliedes von P III je eine zweizeilige Längsreihe kurzer kräftiger Dornen. Im übrigen sämtliche Beinglieder dicht mit Mikrotrichien besetzt. Trochanter auf der Medialseite mit einem konischen Fortsatz (*Ptr*, Fig. 7, 8), an dessen Basis eine Gruppe kurzer Borsten steht; der Fortsatz ist auf dem P I am stärksten entwickelt (Fig. 8). Tibia aller Beine mit einem kräftigen, schwarzbraunen Sporn (*Sp*, Fig. 7), der apikal leicht gebogen ist und an der Basis einige (P I, P II) oder zahlreiche (P III) farblose Nebendorne trägt (Fig. 9). Länge des Sporns: 28–32  $\mu$  (P I, P II) und etwa 50  $\mu$  (P III).

Die stark gebogenen kräftigen Klauen (*Kl*, Fig. 10) inserieren in einer tiefen distalen Einbuchtung des 5. Tarsusgliedes. An der Basis jeder Krallen lateral jederseits eine Gruppe kurzer gerader (*KID*<sub>1</sub>) und eine Gruppe längerer, fächerförmig geschwungener Dornen (*KID*<sub>2</sub>), die mit gemeinsamer Basis auf der konkaven Innenkante der Krallen stehen. Von der Krallenbasis geht ferner eine breite, muschelförmig nach aussen gewölbte, hyaline Lamelle (*A*) aus. Das mit spitzen Dornen besetzte Empodium (*Emp*) ist länger als die Klauen; es ist stark nach dorsal gebogen. An der Basis des Empodiums findet sich auf jeder Seite ein pulvillenartiges Polster kurzer Dornen (*Pv*?).

<sup>1</sup> Ein *Cl. marinus*-♂ von der irischen Küste (Malahide IX. 1915, F. N. Halbert), das ich dank des Entgegenkommens Herrn Dr. P. FREEMANS, British Museum London, untersuchen konnte, stimmte auch in diesem Merkmal mit Tieren von Helgoland überein.

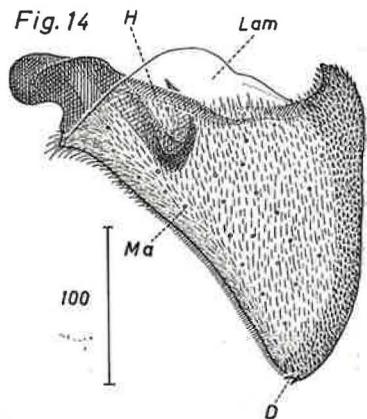
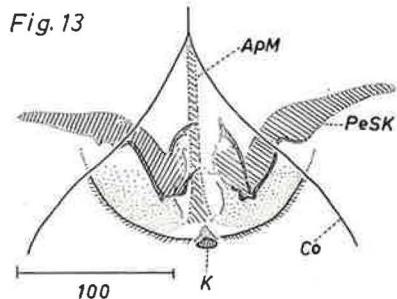
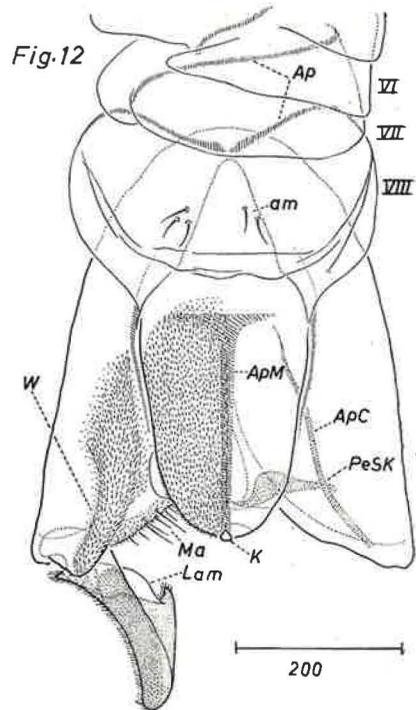
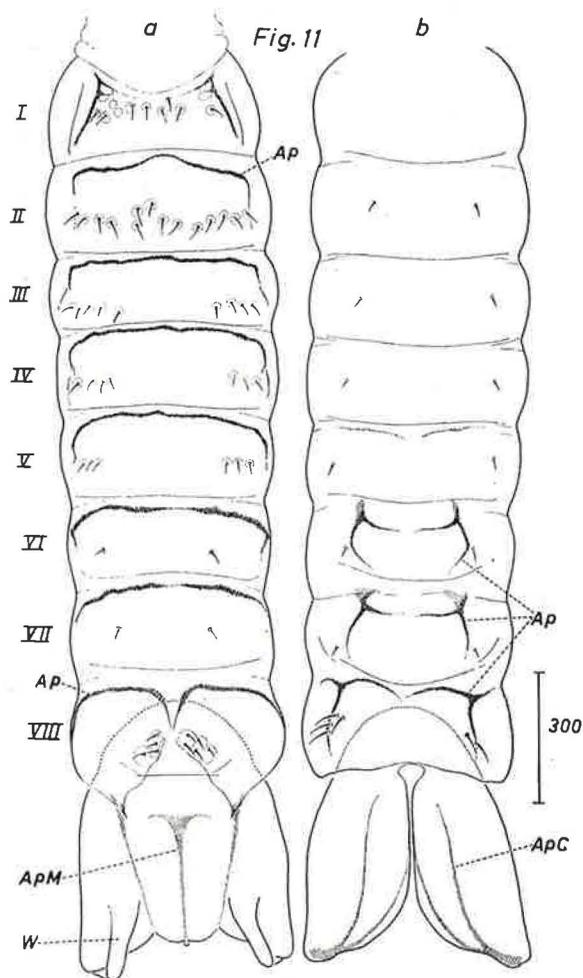


*Clunio marinus*. Fig. 6. ♂. Flügel. — Fig. 7. ♂. Bein I, paraxial. — Fig. 8. ♂. Bein I, Fortsatz auf der Proximalkante des Trochanter. *Co* = Distalrand der Coxa, *Tr* = Proximalkante des Trochanter. — Fig. 9. ♂. Sporn der Tibia von a Bein I, b Bein III. — Fig. 10. ♂. Bein I, 5. Tarsusglied, antiaxial. Von den Makrotrichien sind nur die Alveolen eingezeichnet; die Borsten selber, sowie die dazwischen stehenden Mikrotrichien sind fortgelassen. *m* = Trennungslinie der beiden Distallappen des Tarsus, *Utr* = Unguitraktor, *KrS* = Kralensehne. Übrige Bezeichnungen s. Text.

**Abdomen.** Segmente I–VIII weisslich bis gelblich, häufig mit grau-violetten Flecken; Hypopyg braun. Das Abdomen zeigt im Bereich der Segmente V–VIII die von OKA (1930, p. 261; vgl. HASHIMOTO 1957) ausführlich beschriebene Torsion (Fig. 12). Der Vorderrand der Tergite II–VIII ist durch je eine sklerotisierte dunkelbraune Apophyse verstärkt, die auf Tergit VIII median unterbrochen ist (*Ap*, Fig. 11). Auf Tergit I und den Sterniten VI–VIII ist jederseits eine median offene,  $\wedge$ -förmige sklerotisierte Leiste ausgebildet (Fig. 11), die wie die Apophysen der Tergite II–VIII vermutlich dem Ansatz der die Drehung des Hypopygs bewirkenden Muskeln dienen (vgl. das Fehlen der Verstärkungen beim ♀). Tergit I mit 5–10, Tergit II mit 10–15 Borsten, die je eine unregelmässige Querreihe bilden (Fig. 11 a). Auf den Tergiten III–VII bilden die Makrotrichien lateral stehenden Gruppen mit jederseits 3–5 (III) bis (0–) 1 (–2) (VII) Borsten. Die Sternite II–VII jederseits mit (0–) 1 (–2) lateral stehenden schwachen Makrotrichien (Fig. 11 b). Auf Tergit VIII dicht neben der Medianen jederseits eine Gruppe von 3.6 (2–5), auf Sternit VIII zwei laterale Gruppen von je 2.2 (1–4) starken Makrotrichien.

Die Coxite des inversen Hypopygs sind auf der morphologischen Ventralseite median über ihre ganze Länge getrennt, schliessen aber dicht (und vermutlich unbeweglich) aneinander. Auf der Ventralseite des Coxits verläuft eine longitudinale Apophyse (*ApC*, Fig. 11, 12) bis zur Einlenkungsstelle des Stylus. Auf der morphologischen Dorsalseite ist von der Mitte der Medianplatte bis zur Einlenkungsstelle des Stylus ein breiter Wulst (*W*) ausgebildet. Die breit zungenförmige Medianplatte ist von einer T-förmigen medianen Apophyse (*ApM*) durchzogen; sie endet in einem nackten, rhombischen Fortsatz (Titillator, STONE & WIRTH 1947, p. 203), der, wenn die Deutung der Medianplatte als Tergit IX (OKA 1930, p. 266; STONE & WIRTH 1947, p. 203) richtig ist, das Rudiment der Analspitze anderer *Orthocladinae* darstellen könnte. Die Medianplatte und der Wulst auf der Dorsalseite des Coxits sind dicht mit starken, oralwärts gerichteten Mikrotrichien besetzt. Die übrigen Teile des Coxits sind mit einem pelzartigen Überzug sehr kurzer, senkrecht stehender Mikrotrichien bedeckt, zwischen denen einzelne längere Haarborsten stehen. Auf der Medialkante des Coxits eine Gruppe von maximal etwa 60  $\mu$  langen Makrotrichien (*Ma*, Fig. 12). Die den Penis flankierenden Sklerite (Parameren nach STONE & WIRTH 1947, p. 203) haben die in Fig. 13 (*PeSk*) wiedergegebene Form.

Die Form des Stylus ist nur im Teilpräparat klar zu erkennen. Der plattenförmige Anhang ist in situ so gedreht, dass fast nur die schmale Aussenkante in Erscheinung tritt (Fig. 12). Sein Umriss ist breit dreieckig (Fig. 14). Die freie mediale Ecke ist zahnartig vorgezogen; zwischen ihr und der Basis des Stylus dehnt sich eine halbkreisförmige hyaline Lamelle aus (*Lam*). Die Medialfläche der Basis des Stylus ist tief ausgehöhlt (Ansatzstelle der Retraktorsehne des Stylus, *H*). Die paraxiale Fläche (= morphologische Dorsalseite nach dem Schema von BRUNDIN 1956 p. 75, fig. 41 a) ist mit einem pelzartigen Überzug von senkrecht stehenden Mikrotrichien besetzt. Die antiaxiale Fläche (= morphologische Ventralseite nach



*Clunio marinus*. Fig. 11. ♂. Abdomen eines ♂ unmittelbar nach dem Schlüpfen (Abdomen noch nicht tordiert). a Dorsal-, b Ventralansicht. Der Stylus des Hypopygs ist nicht gezeichnet. — Fig. 12. ♂. Hypopyg und letzte Abdominalsegmente, morphologische Dorsalseite. — Fig. 13. ♂. Phallosom-Komplex, morphologische Ventralseite. Co = Medialkante des Coxits. — Fig. 14. ♂. Stylus, antiaxial (= morphologische Ventralseite). Von den Haarborsten (Ma) sind nur die Alveolen gezeichnet. — Übrige Bezeichnungen s. Text.

dem Schema von BRUNDIN) ist dicht mit oralwärts gerichteten relativ langen Mikrotrichien besetzt. Auf beiden Flächen stehen in ziemlich regelmässigen Abständen einzelne relativ kurze Makrotrichien (Ma) zwischen den Mikrotrichien. Einige kräftige kurze Dornen (D) inserieren auf der gerundeten freien Lateralecke des Stylus; ein Endgriffel ist nicht vorhanden.

B. Weibchen

*Kopf*. Ausser der mit 25 (21 – 31) geringeren Zahl der Ommen wie beim ♂. 1 (– 2) Vertexborsten. Palpus mit 1.5 (1 – 3) Makrotrichien.

*Antenne* 7 gliedrig (Fig. 15). Scapus, Pedicellus, Proximal- und Distalabschnitt von Glied 3 dunkelbraun; die übrigen Teile der Antenne farblos oder blassbraun. Längenverhältnis der Glieder des Flagellums (bezogen auf die Länge von Glied 3 – 6 = 1<sup>1</sup>) 2: 3: 4: 5: 6: 7 = 0.27 (0.22 – 0.31) : 0.55 (0.51 – 0.57) : 0.16 (0.15 – 0.18) : 0.15 (0.14 – 0.17) : 0.14 (0.13 – 0.15) : 0.40 (0.32 – 0.48). Die Form der Antennenglieder geht aus Fig. 15 hervor. Die Grenze zwischen Glied 6 und 7 war bei mehreren Tieren undeutlich ausgebildet. Zahl der Makrotrichien auf dem Flagellum (Glied 2 – 7) = 0 : 2 : 0 : 0 : 0.42 (0 – 1) : 0. Durchschnittliche Länge und Stellung der Makrotrichien (Ma) gehen aus Fig. 15 hervor. An Sensillen finden sich dieselben Typen wie beim ♂. Je ein S. basiconicum (Sb) auf Glied 3 – 7 (auf 7 relativ schwach entwickelt), und je ein kürzerer Sinneszapfen (Sz) auf der den Sb gegenüberliegenden Seite der Glieder 3 – 6. Auf Glied 7 zahlreiche hakig gekrümmte Sz. Verteilung der S. coeloconica (Sc): Glied 1 und 2 = 0, Glied 3 = 3.9 (3 – 4), Glied 4 = 1.0, Glied 6 = 0.5 (0 – 1), Glied 7 = 6.0 (5 – 8).

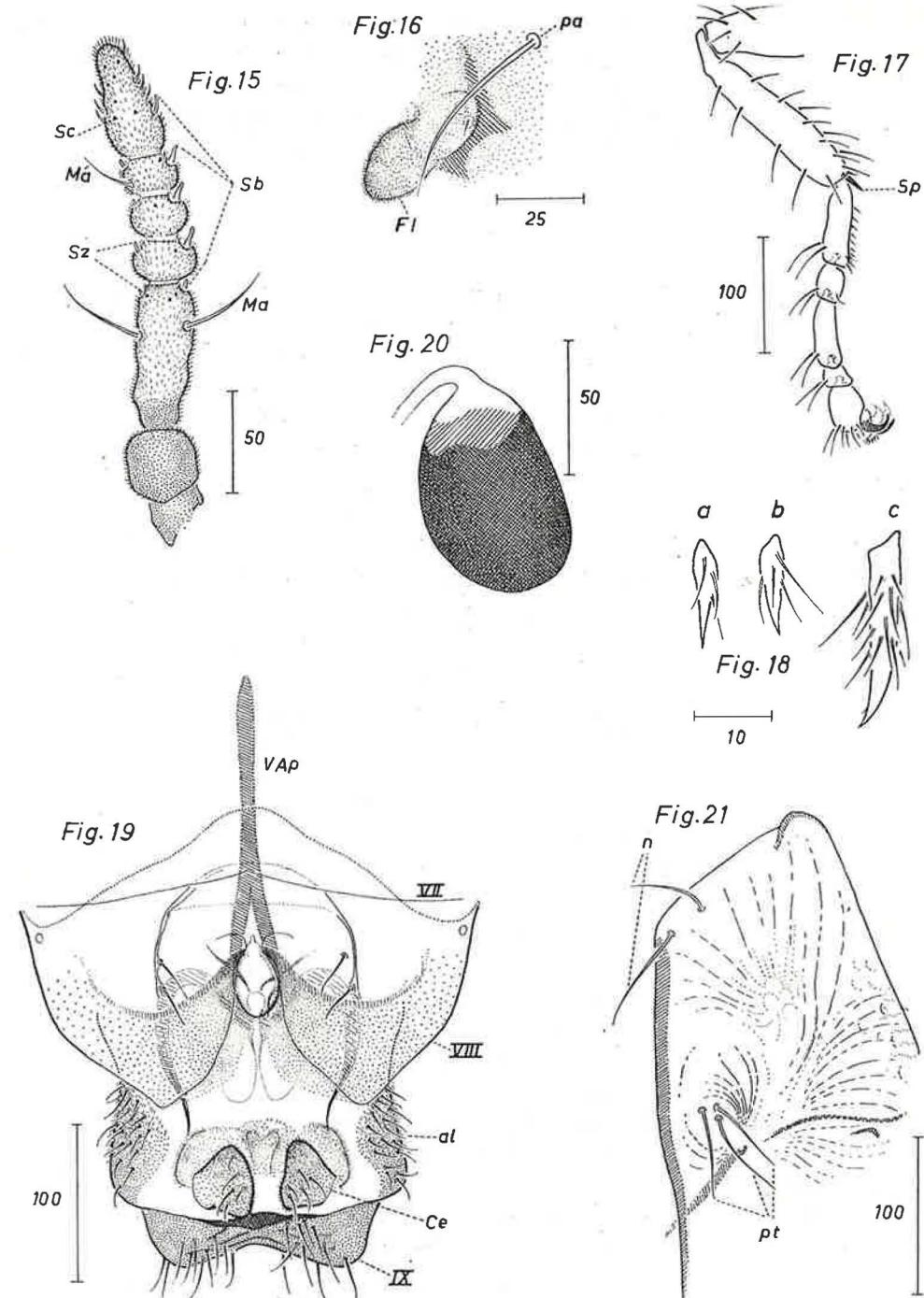
Der *Thorax* ist durch die Verschmelzung seiner einzelnen Abschnitte gekennzeichnet; Pronotum, Scutellum und Postnotum sind nicht in abgegliederter Form erkennbar. Die gesamte Dorsalfläche des Thorax ist schwach sklerotisiert und mit Ausnahme der dunklen Medianlinie weisslich gelb gefärbt. Das kleine Mesosternum ist stärker sklerotisiert. Während das ♀ von *Cl. pacificus* Edw. nach OKA (1930, p. 267, 271) keine Tracheen und Stigmen besitzt, sind bei *Cl. marinus* sowohl im Thorax wie im Abdomen Tracheen ausgebildet; die deutlich erkennbaren thorakalen Stigmen sind offen (vgl. TOKUNAGA 1935, p. 8). Chaetotaxie des Thorax: dm = 4.2 (2 – 6), dl = 4.1 (3 – 5), pa = 1.4 (1 – 3), sa = 0; sc = 0.

Die *Flügel* (Fl, Fig. 16) sind zu etwa 30 µ langen, ungliederten Stummeln reduziert, die mit Mikrotrichien überzogen sind und analventral von den pa inserieren.<sup>2</sup> Bei *Cl. pacificus* sind nach OKA (1930, p. 268) die Flügel vollständig zurückgebildet.

*Beine*. Die Beine sind relativ dicker und wirken daher gedrungener als beim ♂; mit Ausnahme der blassbraunen Coxen und Trochanteren sind sie durchscheinend

<sup>1</sup> vgl. Anmerkung 2, S. 2.

<sup>2</sup> Als Bezugseinheit für den Grössenvergleich zwischen den ♀♀ verschiedener Populationen wird die Länge der Tibia I angegeben.



*Clunio marinus*. Fig. 15. ♀. Antenne. — Fig. 16. ♀. Flügel. — Fig. 17. ♀. Bein III. — Fig. 18. ♀. Sporn der Tibia von a Bein I, b Bein II, c Bein III. — Fig. 19. ♀. Genitalsegment, ventral. — Fig. 20. ♀. Receptaculum seminis. — Fig. 21. Puppe (♂). Naht- und Prothorakfeld. Bezeichnungen s. Text.

weisslich. Das Längenverhältnis der Beinglieder (PR) geht aus Tab. 1 hervor. Die Tibia I ist nicht gekrümmt. Länge von Tibia I = 195 (170–225)  $\mu$ . Das 3. Tarsusglied der P III ist wie beim ♂ gestaltet (Fig. 17). Die Beine sind zwar schwächer mit Borsten besetzt als beim ♂, doch fehlen die Makrotrichien im Gegensatz zu *Cl. pacificus* (vgl. OKA 1930, p. 267) nicht. Die kurzen kräftigen Dornen auf der Streckseite des 1. und 2. Tarsusgliedes der P III bilden nur ausnahmsweise eine geschlossene, einzeilige Längsreihe (Fig. 17). Der konische Fortsatz auf dem Trochanter sowie die Fensterflecke auf Trochanter und Femur aller Beinpaare sind wie beim ♂ vorhanden. Im Gegensatz zu *Cl. pacificus* (vgl. OKA 1930, p. 267) und allen anderen *Clunio*-Arten (STONE & WIRTH 1947, p. 203) sind Tibialsporne normalerweise an allen Beinen ausgebildet (Sp, Fig. 17, Fig. 18); sie sind jedoch wesentlich kürzer und schwächer beborstet als beim ♂. Nur bei einem der 10 untersuchten ♀♀ von Helgoland fehlte der Sporn an einem der P II (vgl. S. 12). Das 5. Tarsusglied aller Beinpaare ist distal nicht so stark eingebuchtet wie beim ♂. Klauen wie beim ♂; das Empodium ist im Gegensatz zu *Cl. pacificus* (vgl. OKA 1930, p. 267) nicht zurückgebildet.

Abdominalsegmente I–VI grauweiss mit dichter blauer Fleckung; die letzten, stärker sklerotisierten Segmente dunkelbraun. Abdominaltergit I mit 2–4, Tergit III–VII mit je 3–6, Tergit VIII mit 1–2 (auf VII und VIII in grossen hellen Malen stehenden) Makrotrichien jederseits der Medianen. Abdominalsternite II–VII mit langen Makrotrichien, die unregelmässige, median unterbrochene Querreihen bilden; ihre Zahl pro Segment nimmt von oral (1–2 jederseits auf Sternit II) nach anal (7–12 jederseits auf Sternit VII) zu. Apophysen und andere Verstärkungen des Integuments sind auf den Abdominalsegmenten nicht ausgebildet. Tergit IX in zwei Loben ausgezogen, von denen jeder dorsal 1–3, distalventral 8–14 Makrotrichien trägt (Fig. 19). Eine weitere Gruppe dicht stehender Makrotrichien (al) lateral auf Tergit IX. Die auf die Ventralseite des IX. Tergits verlagerten Cerci (Ce) sind plattenförmig; auf ihrer Lateralfäche stehen 2–7 Makrotrichien. Receptaculum seminis (Fig. 20) mit schwarzbrauner, eiförmiger Kapsel (etwa  $80 \times 50 \mu$ ); vom Ductus war nur der unmittelbar an die Kapsel anschliessende Teil zu erkennen.<sup>1</sup> Das Vaginalapodem (VAp; vgl. ABUL-NASR 1950) reicht oralwärts bis in die Höhe der Receptacula.

### C. Imaginalmaterial verschiedener geographischer Herkunft

Ausser den der oben stehenden Beschreibung zugrundeliegenden Tieren der Helgoländer Population von *Cl. marinus* wurde Imaginalmaterial folgender Standorte untersucht<sup>2</sup>:

<sup>1</sup> Bei den Tieren aus Tvärminne war der Ductus in seiner ganzen Länge zu erkennen. Er läuft in leichten Windungen nach hinten, etwa in der Mitte seiner Gesamtlänge bildet er eine kurze oralwärts gerichtete Schlinge.

<sup>2</sup> Den Herren Mag. B. LINDBERG, Helsinki, Dr. H. REMMERT, Kiel, und Dr. R. SCHUSTER, Graz, bin ich für die Überlassung von Vergleichsmaterial zu Dank verpflichtet.

1. Kieler Förde (3 ♂♂, 1 ♀, von Dr. REMMERT, aus Freilandlarven im Laboratorium gezüchtet, Sommer 1952). – Dem ♀ fehlen die Sporne der Vorder- und Mitteltibia; in den übrigen untersuchten Merkmalen weisen weder die ♂♂ noch das ♀ wesentliche Unterschiede gegenüber dem Helgoländer Material auf.

2. Finnischer Meerbusen bei Tvärminne (zahlreiche von Mag. LINDEBERG im Freiland gefangene ♂♂ und ♀♀, 23. VII. 1958; vgl. PALMÉN & LINDEBERG 1959). – Die Sporne der Vorder- und Mitteltibia sind bei den ♀♀ sehr klein, oder sie fehlen. Die Zahl der Makrotrichien ist stark erhöht (z.B. auf Abdominalsternit VII bis 29 Borsten jederseits). Da die im Laboratorium geschlüpften Tiere der Population Helgoland kleiner sind als die Freilandimagines aus Finnland, und da auch bei anderen Chironomiden die Borstenzahlen mit der Körpergrösse positiv korreliert sind (STRENZKE 1959, p. 9), können die Unterschiede in der Chaetotaxie nicht im Sinne einer spezifischen oder subspezifischen Differenzierung gedeutet werden, bevor der Vergleich auf Tiere gleicher Körpergrösse basiert wird.<sup>1</sup>

Eine eingehende Analyse der regionalen Variabilität von *Cl. marinus* in der Nord- und Ostsee ist von Herrn Prof. E. PALMÉN, Helsinki, angeregt worden, so dass sich ein näheres Eingehen auf die Unterschiede, die für die Fragestellung der vorliegenden Arbeit auch von untergeordneter Bedeutung sind, erübrigt.

3. Französische Mittelmeerküste bei Le Brusca (20 ♂♂, 1 ♀, von Dr. SCHUSTER im Freiland gefangen, 21. VII. 1958). – Obwohl die ♂♂ mit einer Flügellänge von 1.48 (1.35 – 1.63) mm erheblich grösser sind, stimmen sie in den untersuchten Merkmalen, einschliesslich der Chaetotaxie des Abdomens mit den *Clunio*-♂♂ von Helgoland überein. Das einzige aus Le Brusca vorliegende ♀ erlaubt keinen eingehenden Vergleich. In der Chaetotaxie des Thorax und des Abdomens stimmt es mit dem Material von Helgoland überein. Tibialsporne sind auf Mittel- und Hinterbeinen ausgebildet; die Länge der Tibia I beträgt 180  $\mu$ .

Der Befund, dass die Tiere aus Le Brusca mit *Cl. marinus* identisch sind, lässt die Realität der aus dem Mittelmeergebiet unter eigenen Namen beschriebenen Formen (*Cl. adriaticus* Schin., *Cl. adriaticus balearicus* Bezzi) als sehr zweifelhaft erscheinen. *Cl. adriaticus* wurde von SCHINER (1856) ohne Kenntnis der HALIDAYSCHEN Beschreibung von *Cl. marinus* mangelhaft gekennzeichnet. In bezug auf die relativen Aderlängen, die noch von GOETGHEBUER (1950, p. 2) als wichtigstes Differentialmerkmal von *Cl. adriaticus* und *Cl. a. balearicus* benutzt werden, stellt WIRTH (in REMMERT 1955, p. 37) fest: »all the keys . . . err in separating *adriaticus* and *balearicus* on the basis of the very short common base of the radius and media, probably going back to BEZZI's figure 6 showing this condition. BEZZI's figure 1 shows the wing differently, the same as usual in the genus . . . The fact, that *adriaticus* and *balearicus* have not been identified since their original descriptions would also lend suspicion to their status».

<sup>1</sup> In Laboratoriums-Nachzuchten erreichten *Clunio*-♂♂ aus der Population Helgoland Flügellängen bis 1.43 mm. Von den Borsten des Thorax und Abdomens waren bei diesen Tieren nur die Zahlen der dm (3.5) und dl (4.5) leicht gegenüber den Imagines der aus Freilandlarven gezogenen ersten Generation erhöht.

## 2. Puppe

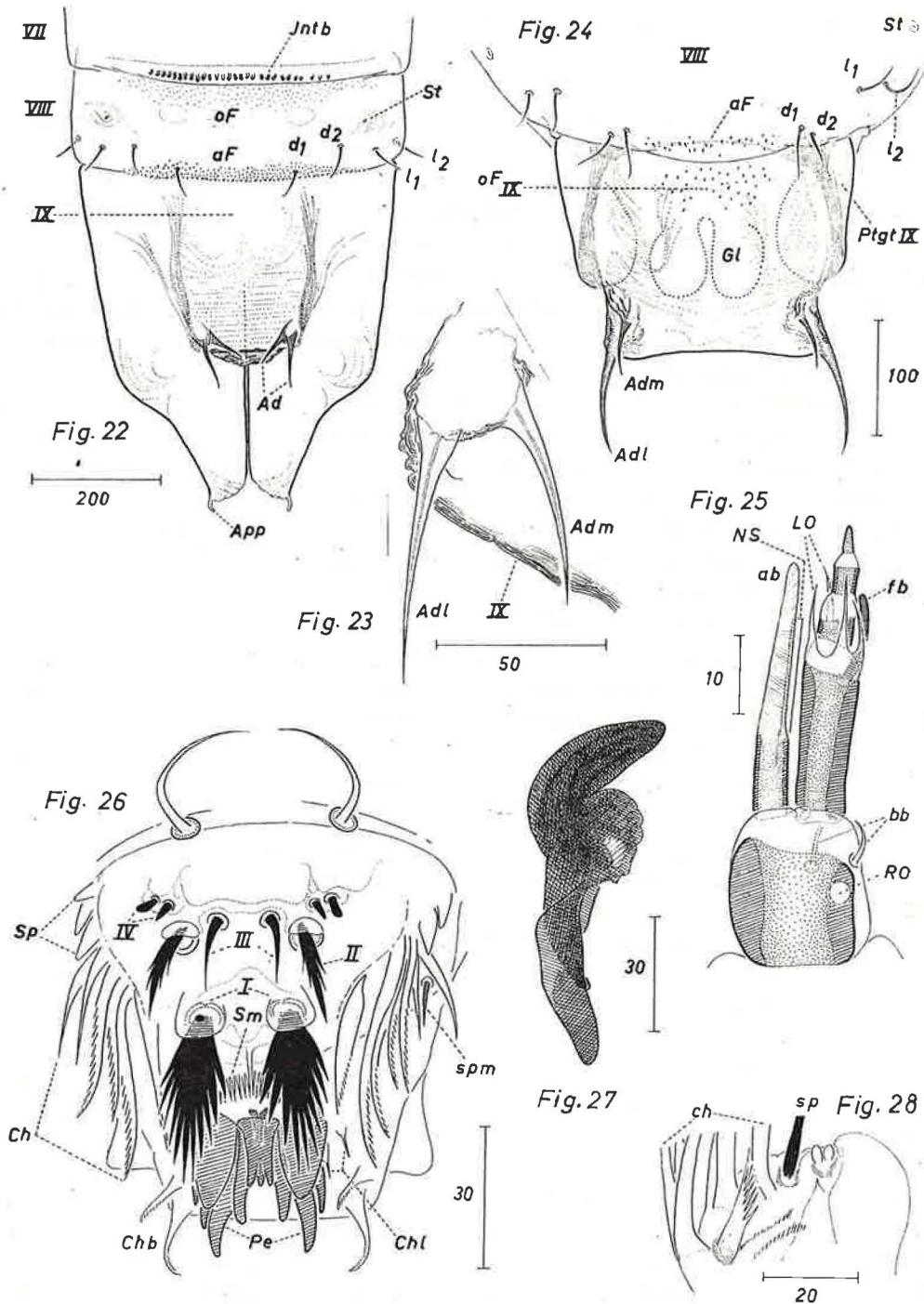
♂. Länge der Exuvie = 2.7 (2.60 – 2.86) mm. Thorax und Gonopodenscheiden bräunlich-hyalin, sonst farblos.

Frontalplatte dorsal rechteckig, ohne Hörner, mässig stark gerunzelt. Die beiden Borsten der Frontalplatte sind 50 – 60  $\mu$  lang und stehen 45 – 50  $\mu$  weit auseinander. Nahtfeld schwach gerunzelt mit 2 etwa 20  $\mu$  von einander entfernt stehenden Haarborsten (*n*, Fig. 21), von denen die orale 60 – 80  $\mu$ , die anale 40 – 50  $\mu$  lang ist. Ein starker, fast gerader Kiel läuft analwärts bis über das Prothorakalfeld hinaus. Prothorakalfeld mit 3 dicht zusammen im Dreieck stehenden Haarborsten von 45 – 70  $\mu$  Länge (*pt*).

Abdominaltergite I – VII mit je 3 + 3, Abdominaltergit VIII mit 2 + 2 feinen Borsten (*d*<sub>1</sub>, *d*<sub>2</sub>, Fig. 22, 24). Bewaffnung der Abdominaltergite: I ohne Bewaffnung, II mit einem oralen, median unterbrochenen Dörnchenquerband. III – VII mit je einem oralen, aus stärkeren und einem analen, aus schwächeren Dörnchen bestehenden Querband. Die Dörnchen stehen unregelmässig mehrzeilig; der der Segmentmitte zugekehrte Rand der Querbänder hat einen welligen Verlauf. Das anale Querband nimmt von Segment III nach Segment VII an Ausdehnung zu (nach LENZ, 1950, p. 13, soll es nur auf V – VII ausgebildet sein, vgl. S. 15). Tergit VIII mit einem oralen (*oF*) und einem analen Querband (*aF*) feiner, licht stehender Dörnchen (Fig. 22). Abdominalsternite I – VII mit je 3 + 3 bis 4 + 4 feinen Borsten. Sternit I – V ohne Bewaffnung. VI – VIII im Oralteil mit sehr feinem und licht stehendem (z.T. Gruppen bildendem) Chagrin. VI und VII ausserdem mit einem kleinen, analmedianen Feld winziger, licht stehender Dörnchen.

Das IX. Tergit ist als schwach erhabene, im Umriss etwa rechteckige Platte ausgebildet (Fig. 22); auf seiner lateralanalen Ecke stehen auf gemeinsamem Sockel zwei anal-medial gerichtete schlank dornförmige Fortsätze (*Ad*), von denen der laterale (*Adl*) meist grösser ist als der mediale (*Adm*, Fig. 23). Die Genitalhüllen sind entsprechend der Grösse des Hypopygs stark entwickelt. Ihre Oberfläche ist schwach gerunzelt; distal-lateral sind sie in einen fingerförmigen Anhang (*App*) ausgezogen. Borsten oder Dörnchengruppen sind auf dem letzten Segment nicht vorhanden.

Intersegmentale oder auf dem äussersten Analrand der im folgenden jeweils erstgenannten Segmente stehende Dörnchenquerbänder (*Intb*, Fig. 22) finden sich zwischen den Tergiten III/IV : 38 (34 – 44), IV/V : 39 (34 – 47), V/VI : 38 (33 – 45), VI/VII : 35 (30 – 42), VII/VIII : 32 (25 – 40) und den Sterniten V/VI : 56 (47 – 66), VI/VII : 58 (50 – 67), VII/VIII : 45 (39 – 50), VIII/IX : 65 (50 – 92) (Durchschnitts- und Extremwerte der Dörnchenzahl für die einzelnen Querbänder). Die dorsalen Querbänder bestehen aus relativ grossen, stark gekrümmten oralwärts gerichteten Haken, die, in einer einfachen regelmässigen Reihe stehend, <sup>3</sup>/<sub>4</sub> – <sup>4</sup>/<sub>5</sub> der Tergitbreite einnehmen. Die Dornen der ventralen Querbänder sind wesentlich kleiner und nicht so stark gekrümmt; auf V/VI, VI/VII, VII/VIII stehen sie in unregel-



*Clunio marinus*. Fig. 22. Puppe (♂), Hinterende dorsal. — Fig. 23. Puppe (♂), Analdornen der linken Seite, dorsal. — Fig. 24. Puppe (♀), Analsegment, dorsal. — Fig. 25. Larve, Antenne. — Fig. 26. Larve, Labrum und Peecten epipharyngis. — Fig. 27. Larve, Torma. — Fig. 28. Larve, Maxille, labiale Seite (paraxial). — Bezeichnungen s. Text.

mässigen einzeiligen Reihen; auf VII/VIII bilden sie ein aus 3–4 unregelmässigen Reihen zusammengesetztes, orales Feld von  $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{4}$  Segmentbreite.

Flankenhaut jedes Abdominalsegmentes mit 2 (I und VIII) oder 3 (II–VII) Borsten ( $l_1$ ,  $l_2$ , Fig. 22) und einer Stigmennarbe (*St*).

♀. Die ♀-Puppe unterscheidet sich von der ♂-Puppe in folgenden Merkmalen. Länge etwa 2.5 mm (genaue Angaben sind wegen der leichten Deformierbarkeit der Exuvien nicht möglich). Das anale Dörnchenquerband ist nur auf den Tergiten VI bis VIII ausgebildet (auf VI sehr schwach). Nur im Oralteil der Sternite VII und VIII feines, lichtstehendes Chagrin. Auf Sternit VIII ausserdem jederseits der Medianen ein Feld kräftiger Dörnchen. Sternite mit 1 + 1 (VIII) bis 3 + 3 Borsten.

Tergit IX im Umriss fast rechteckig. Oral mit einem Feld schwacher Dörnchen (*OF IX*, Fig. 24). Anal-lateral ist das Tergit jederseits in ein Paar nach hinten gerichtete schlank dornförmige Fortsätze ausgezogen, von denen der laterale mehr ventral stehende (*Adl*) ungefähr doppelt so lang ist wie der mediale, mehr dorsal stehende (*Adm*). Paratergite des IX. Segments (*Ptgt IX*) lateral vorspringend. Verteilung der intersegmentalen Dörnchenquerbänder dorsal wie beim ♂: III/IV: 39 (36–40), IV/V: 40 (32–45), V/VI: 41 (40–44), VI/VII: 38 (35–43), VII/VIII: 36 (30–41); ventral nur zwischen den Sterniten V/VI: 36 (27–43) und VII/VIII: 36 (26–42) (bei einem Exemplar ein schwach entwickeltes Querband auch zwischen VII/VIII).

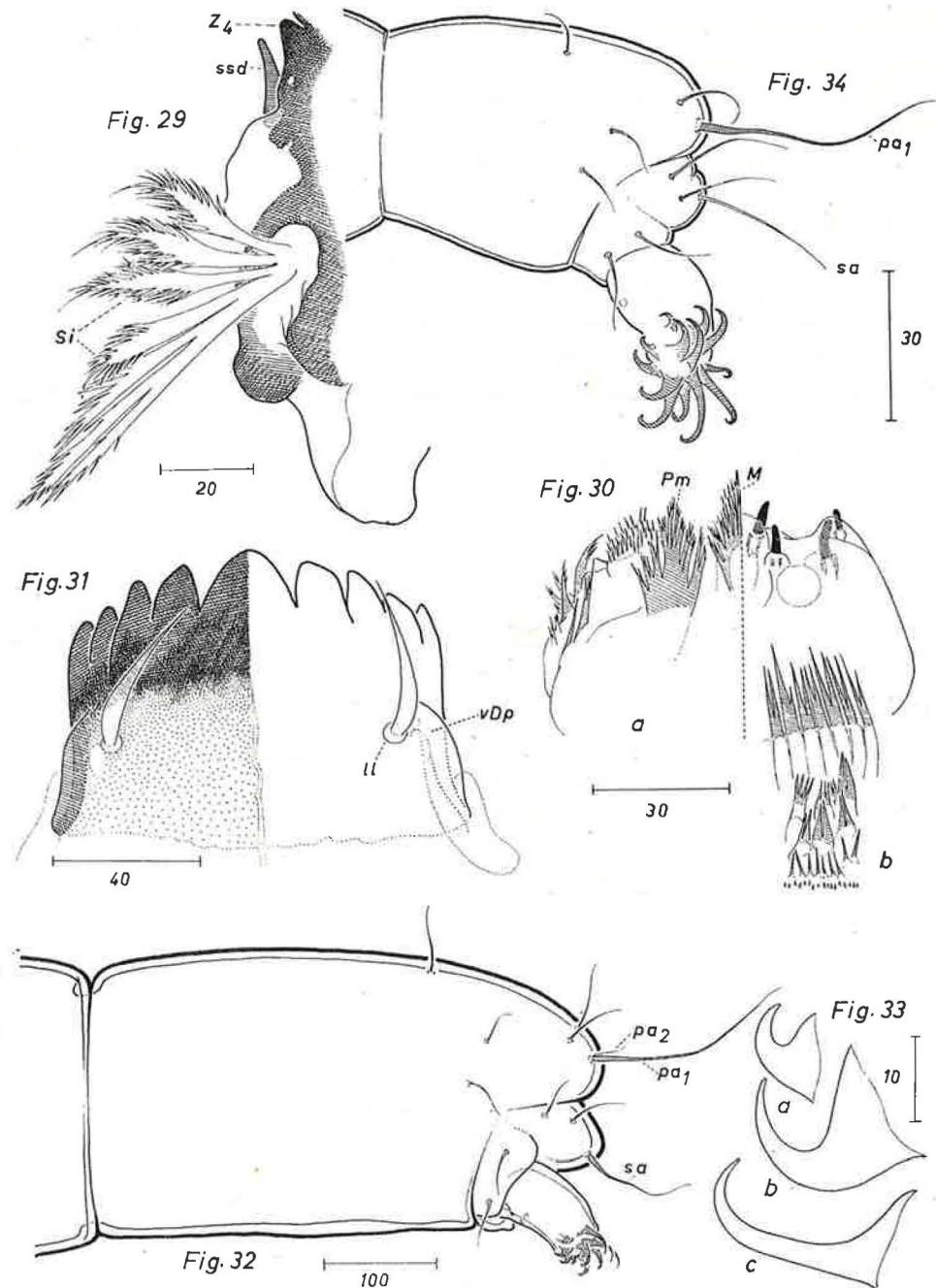
Ausser der Helgoländer Population wurden ♂-Puppen aus der Kieler Förde (leg. H. REMMERT) und aus der Umgebung von Tvärminne (leg. B. LINDBERG) untersucht. Beide Populationen sind durch die schwächere Ausbildung der ventralen intersegmentalen Dörnchenquerbänder und das Fehlen des analen Dörnchenfeldes auf Tergit III ausgezeichnet. Im einzelnen soll auf die Unterschiede aus dem oben (S. 12) genannten Grund nicht eingegangen werden.

### 3. Larve

*Färbung* im Leben durchscheinend grauweiss. Ältere Larven häufig mit violetterm Anflug; Thorakalsegmente bei verpuppungsreifen Larven schwach bräunlichgelb. Bei alkoholkonservierten Larven Thorax weissgelb, vordere und mittlere Abdominalsegmente weisslich mit violetterm Anflug, letzte Abdominalsegmente rein weiss. Kopf gelbbraun. Jederseits ein grosses schwarzes Auge, dem ventral-oral ein kleines Nebenaugen dicht anliegt. Die Larven nehmen bei der Fixierung eine leicht gekrümmte Haltung ein. Körperlänge maximal 5.7 mm; Länge der Kopfkapsel im IV. Larvenstadium =  $355 \pm 17 \mu$  (Mittelwert und Streuung nach unveröffentlichten Messungen Dr. NEUMANNs an 406 Larven).

*Antenne* (Fig. 25) etwa  $\frac{3}{7}$  so lang wie die Mandibel. Flagellum 4gliedrig. Längenverhältnis der Glieder (in Prozent der Länge des Basalgliedes) =  $100 \times 85 (75–95) : 94 (78–116) : 27 (20–34) : 26 (20–32) : 16 (15–17) : 158 (150–174)$  (der letzte Wert gibt die relative Länge der Antennenborste, *ab*, an)<sup>1</sup>. Basalglied mit 2 farblos-

<sup>1</sup> Den Zahlenangaben liegen 10 Freilandlarven von Helgoland zugrunde (vgl. Anm. 1, S. 2).



*Clunio marinus*. Fig. 29. Larve. Mandibel, Innenkante (paraxial).  $Z_4$  = Basalzahn der Schneide. — Fig. 30. Larve. Hypopharynx, a Ventralansicht. Links nur die Bewaffnung mit Schuppen, rechts nur die von den Schuppen überdeckten Sinneskegel gezeichnet; b Dorsallamelle. — Fig. 31. Larve. Labium, ventral. — Fig. 32. Larve. Hinterende des IV. Larvenstadiums, lateral. — Fig. 33. Larve. Nachschieberklauen, a des proximalen (oralen), b des mittleren, c des distalen (anal) Kranzes. — Fig. 34. Larve. Hinterende des I. Larvenstadiums, 12 Std. nach dem Schlüpfen aus dem Ei. — Bezeichnungen s. Text.

sen Borsten (*bb*) und einem Ringorgan (*Ro*). 1. Geißelglied mit einer lang zylindrischen, schwach gekrümmten Sinnesborste (*fb*), die bis etwa zur Basis des 3. Geißelgliedes reicht und 4 lanzettlichen Lamellen (*Lo*), die das 2. und die Basis des 3. Flagellumgliedes korbartig umgeben. Die Antennenborste (*ab*) ist schwach gebogen, spiralig geringelt; sie steht auf einem relativ hohen, etwas stärker sklerotisierten Sockel. Der Nebenstift (*NS*), der auf dem Sockel der *ab* inseriert, reicht bis etwa zur Mitte des 2. Geißelgliedes.

**Labrum** (Fig. 26). Die *SI* sind breite, an der Basis von Schuppen überdeckte Kammborsten mit jederseits 5–6 langen Fiederästen. Die an der Basis ebenfalls von Schuppen überdeckten *SII* sind breite Lanzettborsten mit jederseits etwa 2 kurzen Fiederästen, die *SIII* lange lanzettliche Spitzborsten. Das Bisensillum (*SIV*) besteht aus einem medialen spitzkonischen und einem lateralen stumpferen Zapfen. Zwischen den *SI* stehen zwei distal gekämmte Schuppen (*Sm*). Die Chaetae (*Ch*) setzen sich aus etwa 7 lanzettlichen, grösstenteils einseitig gefiederten Einzella-mellen zusammen. Jederseits 2–3 Spinulae (*Sp*) deutlich differenziert. Auf der Lateralspange inseriert unterhalb der Reihe der Chaetae und oberhalb der Insertionsstelle der Arme des U-Sklerits eine kräftige Spitzborste (*spm*) in einem hellen Mal (Prämandibularborste, ZAVŘEL 1941).

**Pecten epipharyngis** (*Pe*, Fig. 26) aus einem kompliziert gebauten unpaaren Medianstück und paarigen, breit schuppenförmigen bis zahnförmigen Elementen zusammengesetzt. Jederseits 2 Chaetulae laterales (*Chl*) in Form von relativ grossen, spitzen Fortsätzen, die auf grossen Basalstücken stehen und 2 krallenförmige distal einseitig gefiederte Chaetulae basales (*Chb*).

**Torma** (Fig. 27) dunkelbraun mit einem breiten Apikalzahn und einer etwa halbkreisförmigen basalen Lamelle. Stiel der Torma stark gewulstet.

**Mandibel** ausser dem Apikalzahn mit 4 basalwärts flacher werdenden Zähnen auf der Schneide. Seta subdentalis (*ssd*, Fig. 29) lang konisch, bis zum letzten Zahn der Schneide reichend. 2 etwa 60  $\mu$  lange Aussenborsten in der gleichen Stellung wie bei *Thalassosmittia thalassophila* (Bequ. & Goetgh.) (vgl. STRENZKE & REMMERT 1957, fig. 14). Die Seta interna (*si*, Fig. 29) besteht aus 6–7 beiderseitig stark gefiederten Ästen, von denen die 4 basalen auf einer gemeinsamen Basis stehen.

**Maxille** (Fig. 37). Wie bei *Thalassosmittia thalassophila* (Fig. 36) steht auf der labialen Seite eine Reihe von etwa 8 langen, einseitig schwach gefiederten Chaetae (*Ch*), die von zwei lanzettlichen Setae, und zwar einer stärkeren anti-axialen (*sa*) und einer schwächeren paraxialen (*sp*), flankiert wird. Auf der paraxialen Seite der Maxille eine breite, einseitig gefiederte Lamelle (Fig. 28). Die beiden Maxillarborsten (*sm*) inserieren auf der anti-axialen Seite unterhalb des Palpus. Auf dem Palpus 2 lanzettliche, geschwungene Anhänge (*chpa*, *chpb*), 2 dicht nebeneinander stehende zylindrische Sinnesborsten, die ein Bisensillum (*bis*) bilden, sowie mehrere Sinneskegel, deren Verteilung aus Fig. 37 hervorgeht. Mandibulare Kante der Maxille mit 2 stumpf konischen hyalinen Lamellen. An der Basis der labialen Kante steht ein fingerförmiger Anhang, der dicht mit hyalinen Fransen besetzt ist (*App*).

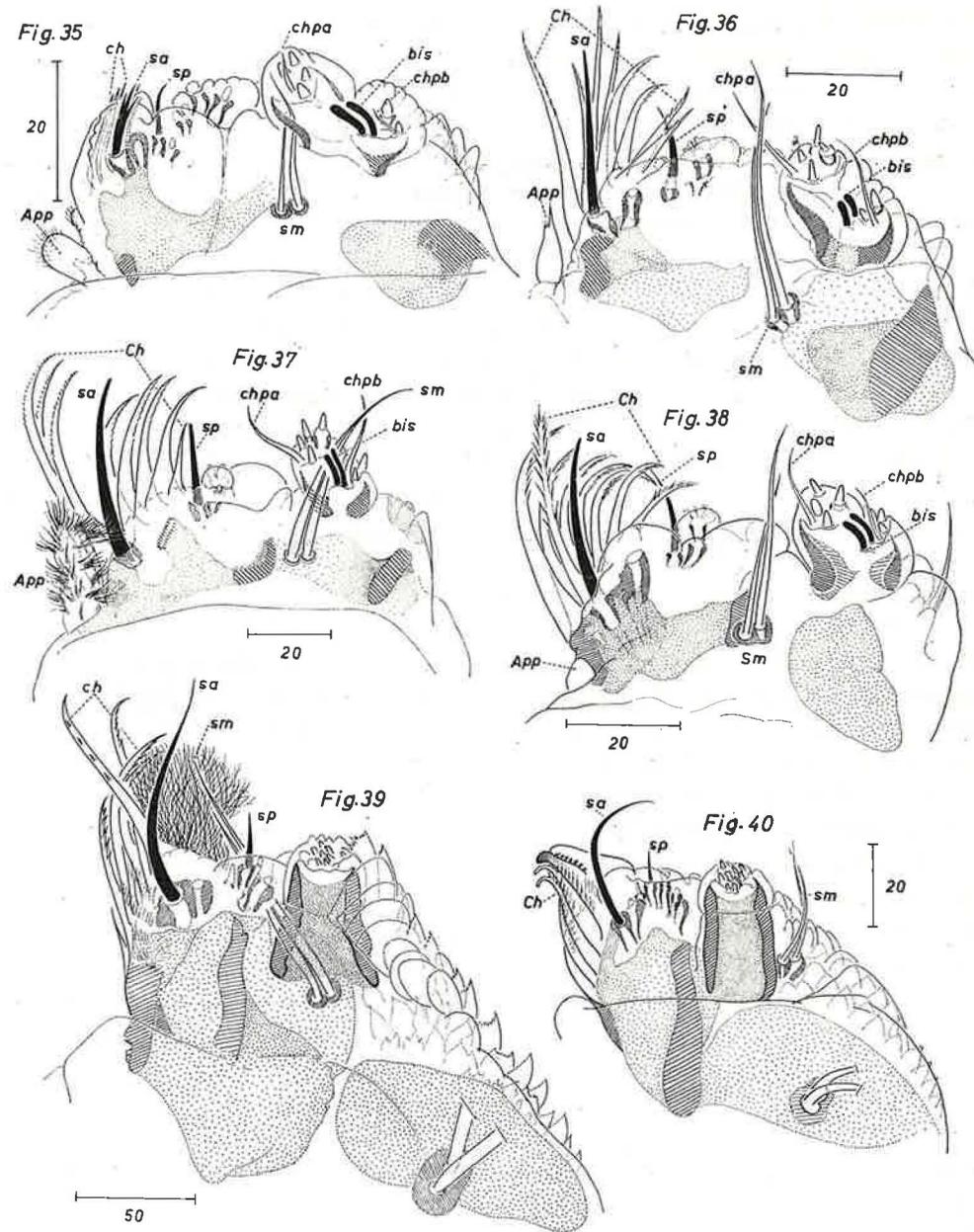


Fig. 35 – 40. Maxille der Larve (antiaxial, links labiale, rechts mandibulare Seite) von: 35. *Smittia* sp. (parthenogenetische Art aus den Zuchten von Prof. BAUER, vgl. BAUER 1957) (*Metriocnemini*, *Smittia*-Gruppe), 36. *Thalassosmittia thalassophila* (Bequ. & Goetgh.) (*Metriocnemini*, *Clunio*-Gruppe), 37. *Clunio marinus* Hal. (*Metriocnemini*, *Clunio*-Gruppe), 38. *Tethymyia aptena* Wirth. (*Metriocnemini*, *Clunio*-Gruppe), 39. *Paraclunio alaskensis* (Coqu.) (*Telmatogetonini*), 40. *Telmatogeton pacificus* TOK. (*Telmatogetonini*). Bezeichnungen s. Text.

Dieser Anhang ist, wenn auch in anderer Form, bei *Tethymyia aptena*, *Thalassosmittia thalassophila* und *Smittia* ebenfalls vorhanden (vgl. Fig. 38, 36, 35).

**Hypopharynx** (Fig. 30). Auf der Ventralseite eine mediane (*M*, Fig. 30 links) und je eine dicht neben der Medianen (*Pm*) stehende stark gefiederte Lamelle. Die Lateralkante ist mit einfacheren, aber grösstenteils ebenfalls gefiederten Lamellen besetzt. Jederseits 4 Sinneskegel, deren Verteilung aus Fig. 30 (rechts) hervorgeht. Dorsallamelle des Hypopharynx mit Cuticularegebilden, die von einfachen, kurzen Dörnchen (basal) zu langen, schlanken apikal gefiederten Lamellen (distal) übergehen (Fig. 30 b).

**Labium** (Fig. 31). Zahnkante wie bei *Thalassosmittia thalassophila*. Am Grunde der Zahnkante findet sich auch bei *Clunio* eine ventrale Chitinduplikatur (*vDp*), die allerdings sehr flach ist und seitlich kaum über den Umriss des Labiums herausragt. Die beiden Labialborsten (*ll*) sind an der Basis stark verbreitert; sie stehen weit oral (am Vorderrand der Duplikatur) und reichen bis etwa zur Zahnkante.

Die beiden Sockel der *vorderen Fussstummel* sind etwa bis zur Hälfte ihrer Länge miteinander verwachsen. Der freie Distalteil jedes Sockels ist dicht mit grösstenteils einseitig gezähnten Klauen besetzt. Die apikal stehenden Klauen sind schlank hakenförmig (Länge etwa  $35 \mu$ ); zur Basis der Sockel hin werden die Klauen kontinuierlich kleiner und gehen in ein feines, blasses Gruppenchagrin über.

Hinterrand des *Präanalsegments* in Richtung der Längsachse nach hinten vorgewölbt (Fig. 32). Auf der Vorwölbung stehen die beiden Paare der Präanalborsten; Borsträger fehlen. Jedes Paar der Präanalborsten besteht aus einer  $180 - 200 \mu$  langen, an der Basis etwas verdickten ( $pa_1$ ) und einer etwa  $20 \mu$  langen, schwachen Borste ( $pa_2$ ). Das Analsegment sitzt dem Präanalsegment als schmaler Ring an; es ist dorsal in zwei knopfartige Loben ausgezogen, von denen jeder eine  $110 - 120 \mu$  lange Supraanalborste (*sa*) trägt. Die Verteilung der übrigen Borsten des Präanal- und Analsegments geht aus Fig. 32 hervor. Nachschieber kurz zylindrisch, distal nur schwach verjüngt. Jeder Nachschieber mit etwa 15 Klauen, die 3 hintereinander liegende Halbkranze von je 5–6 ungezähnten Haken bilden. Die Klauen des proximalen (oralen) Kranzes sind breit und kurz (Länge = etwa  $10 \mu$ ), die des distalen (analen) lang und schlank (Länge =  $30 - 35 \mu$ ), die des mittleren Kranzes nehmen in Länge und Form eine Zwischenstellung zwischen den beiden äusseren Kranzen ein (Fig. 33). Analpapillen fehlen. – Im I. Larvenstadium ist das Präanalsegment verhältnismässig kurz und gedrungen; die lange Präanalborste ( $pa_1$ ) erscheint dadurch relativ länger als bei der erwachsenen Larve (Fig. 34).

Ausser den der oben stehenden Beschreibung zugrunde liegenden Larven von Helgoland konnten *Clunio*-Larven aus der Kieler Förde (leg. H. REMMERT, 1952) untersucht werden; sie stimmen in allen berücksichtigten Merkmalen mit den Larven von Helgoland überein; ihre Länge betrug maximal 5.0 mm.

### III. DIE VERWANDTSCHAFTSBEZIEHUNGEN DER GATTUNG CLUNIO

Die verhältnismässig grosse Zahl der Unterfamilien, die innerhalb der Familie *Chironomidae* unterschieden wird, ist nach HENNIG (1950, p. 230) vor allem dadurch entstanden, dass aus der grossen Gruppe *Orthoclaadiinae* fortlaufend kleinere Verwandtschaftsgruppen mit ausgeprägten Sondermerkmalen ausgeschieden und mit gleichem Rang neben die *Orthoclaadiinae* gestellt worden sind. Die »*Orthoclaadiinae*« bilden dadurch in der neueren Literatur einen typischen »Restkörper der systematischen Arbeit«. Diesen Charakter behalten sie auch bei, wenn man die kleineren Teilgruppen (z.B. *Diamesinae*, *Clunioninae*, *Corynoneurinae*) mit niederem Rang (Tribus, Artengruppen) in die *Orthoclaadiinae* einschliesst und sie dem Rest der *Orthoclaadiinae* (»*Orthoclaadiinae* im engeren Sinne«) mit gleichem Rang gegenüberstellt, ohne bewiesen zu haben, »dass die Gattungen und Gattungsgruppen dieses Restes tatsächlich untereinander näher verwandt sind, als einzelne von ihnen mit den herausgestellten Gruppen« (HENNIG 1950, p. 230). Diese Voraussetzung ist, wie im folgenden gezeigt wird, für die durch die Gattung *Clunio* repräsentierte Teilgruppe (*Clunioninae*, *Clunionini*, *Clunionariae*<sup>1</sup>) nicht erfüllt.

#### A. Vergleich der Gattungen *Clunio* und *Thalassosmittia*

Anhand der Jugendstadien kann zunächst nachgewiesen werden, dass *Clunio* durch enge Verwandtschaftsbeziehungen mit *Thalassosmittia* (STRENZKE & REMMERT 1957) verbunden ist. Ein Vergleich der beiden Gattungen ergibt folgendes:

1. Die *Larven* stimmen in den meisten untersuchten Merkmalen überein. Die vorhandenen Unterschiede (z.B. gefiederte *S II* im Labrum, Form der *LO* am 1. Antennenglied, schwache Ausbildung einer Präalarborste, Fiederung des Maxillar-Appendix bei *Cl. marinus*) machen zwar eine spezifische Trennung von der Larve von *Th. thalassophila* möglich; in Anbetracht der Geringfügigkeit der Differenzen erscheint es jedoch zweifelhaft, ob damit generische Differentialmerkmale zwischen *Clunio* und *Thalassosmittia* erfasst worden sind (vgl. z.B. die Maxille von *Tethymyia*, Fig. 38).

2. Bei den *Puppen* beider Gattungen fehlt das Prothorakalhorn, und das Abdominaltergit IX ist als grosse rechteckige bis trapezförmige Platte ausgebildet. Diese Platte trägt bei *Th. thalassophila* noch 2 + 2 Spitzborsten, aber bereits bei *Thalassosmittia pacificus* (Saund.), *Th. clavicornis* (Saund.) und *Th. nemalione* (Tok.) sind jederseits die beiden dornförmigen Fortsätze ausgebildet, welche die *Clunio*-Puppen charakterisieren. Die Bewaffnung des Thorax und Abdomens einschliesslich des Vorhandenseins und der Struktur der intersegmentalen Dörnchenquerbänder stimmt in den Grundzügen bei *Clunio* und *Thalassosmittia* überein. Spe-

<sup>1</sup> Im folgenden wird, wenn von dem Taxon im Sinne der Autoren die Rede ist, der Einfachheit halber der Unterfamilienname (*Clunioninae*) verwendet.

zifisch unterscheidet sich die Puppe von *Clunio marinus* durch die Einzeiligkeit der dorsalen intersegmentalen Dörnchenquerbänder von *Th. thalassophila*. Wie bei den entsprechenden larvalen Merkmalen muss offen bleiben, ob diesem Unterschied generischer Differentialwert zukommt.

3. Im Hinblick auf die bereits von mehreren Autoren (z.B. THIENEMANN 1921; WIRTH 1949) hervorgehobene Übereinstimmung zwischen den Jugendstadien »der« *Clunioninae* und »der« *Orthoclaadiinae* wird die Sonderstellung der *Clunioninae* hauptsächlich auf imaginale Merkmale begründet. Der Frage, ob sich derartig enge verwandtschaftliche Beziehungen wie für die Jugendstadien auch für die *Imagines* von *Clunio* und *Thalassosmittia* nachweisen lassen, kommt daher besondere Bedeutung zu.

a. Das von KIEFFER (1913, p. 120) als wichtigstes Differentialmerkmal der *Clunioninae* benutzte Fehlen der Tibialkämme wurde schon von EDWARDS (1929, p. 370) als phylogenetisch wenig signifikant erkannt. In der Folge wurde die Unterfamilie von allen Autoren anhand der von EDWARDS (1929) herausgestellten imaginalen Merkmale diagnostiziert. Es ist das Verdienst von BRUNDIN (1956, p. 45), darauf hingewiesen zu haben, dass ein Teil dieser Charaktere als Anpassung an das spezielle Milieu der *Clunioninae* (felsige Meeresküsten) gedeutet werden muss und daher nur mit Vorsicht für phylogenetische Schlüsse benutzt werden darf. Zum Beispiel ist das Fehlen oder die schwache Ausbildung der Anepisternalatur bei den *Clunioninae* nicht so exklusiv, wie EDWARDS und die späteren Autoren angenommen haben; nach BRUNDIN ist die Reduktion der Sutur »ein adaptives Merkmal, das mit der starken Entwicklung der Beine und besonders der Vorderhüften in Zusammenhang steht, wodurch die Mesosternalpartie stark verkürzt worden ist. Es liegt auch nahe, die starke Reduktion des Pronotums als Resultat desselben Entwicklungsprozesses zu deuten«. Tatsächlich ist die Anepisternalatur bei *Cl. marinus* nicht schwächer ausgebildet als bei manchen *Pseudosmittia*- und *Corynoneura*-Arten (vgl. Fig. 5, S. 3 und fig. 133 bei BRUNDIN 1956, p. 166).

b. Unter den von EDWARDS (1929) für die Diagnose der *Clunioninae* herangezogenen Merkmalen, misst BRUNDIN (1956, p. 45) nur denen grössere phylogenetische Bedeutung bei, die sich auf den Bau des Postnotums und der Flügel beziehen. Wie oben gezeigt wurde, ist das Postnotum des *Clunio*-♂ entgegen den Angaben der Autoren deutlich gekielt (Fig. 4), so dass dieses Merkmal für die Differentialdiagnose entfällt. Die Flügeladerung wird schon von EDWARDS (1929, p. 370) als »much as in the Orthoclaadiinae« charakterisiert; in bezug auf die schwache Ausbildung von  $r_{2+3}$  ist zu beachten, dass die Entwicklung und Lage dieser Ader »unter den Chironomiden ein sehr launenhaftes Merkmal darstellt« (BRUNDIN 1956, p. 46).

Die Verwischung der Skleritgrenzen im Bereich des Tergums und der Pleuren des Thorax bei dem ♀ von *Clunio* (und bei beiden Geschlechtern von *Tethymyia*) stellt zweifellos einen abgeleiteten Zustand dar, der wie bei anderen apteren und brachypteren Dipteren (vgl. GOUIN 1959 b, p. 294) auf die Reduktion der Flügel zurückgeführt werden muss.

c. Auch die meisten übrigen Merkmale, die das *Clunio*-♂ auszeichnen, stellen Rückbildungserscheinungen dar (vgl. S. 24), z.B. die Reduktion der Gliederzahl der Antenne, der Antennenbeborstung, des Endgriffels am Stylus des Hypopygs, der Zahl der Palpusglieder. Solche »negativen Anpassungsmerkmale« (HENNIG 1950, p. 337) haben, wie ihre konvergente Ausbildung bei den anderen Genera der *Clunioninae* zeigt, nur bedingten Wert für die Beurteilung des phylogenetischen Verwandtschaftsgrades; die durch sie charakterisierten »Negativgruppen« (REMANE 1952, p. 141) können natürlich oder unnatürlich sein. Es sei jedoch darauf hingewiesen, dass ähnliche Merkmalskombinationen auch bei den von SAUNDERS beschriebenen kanadischen *Thalassosmittia*-Arten (*Th. pacificus*, *Th. marinus*, *Th. clavicornis*) auftreten. Wie schon SAUNDERS (1928, p. 530) festgestellt hat, zeigen diese Arten, und zwar besonders *Th. clavicornis*, dadurch ausgeprägter als die europäischen *Th. thalassophila* »a most interesting progressive degeneration from the normal members of the genus<sup>1</sup> towards the extreme modification of the marine Chironomids of the subfamily Clunioninae«. An gemeinsamen, nicht auf Reduktionserscheinungen zurückzuführenden abgeleiteten Merkmalen, welche die Gattungen *Clunio* und *Thalassosmittia* verbinden, können genannt werden: die grosse, mit Mikrotrichien besetzte Medianplatte des Analsegments, die Verbreiterung des Stylus (*Th. marinus*) und die komplizierten Anhänge der Klauen (*Th. thalassophila*).

Das Hypopyg ist bei *Thalassosmittia* noch normal gestellt, obwohl die europäischen (BEQUAERT & GOETGHEBUER 1913, p. 371) und die kanadischen Arten (SAUNDERS 1928, p. 531) bereits, wie die *Clunioninae*, auf dem Substrat kopulieren. Die Ausbildung des Hypopygiums inversum darf aber nicht generell als synapomorphe Übereinstimmung der *Clunioninae*-Gattungen gedeutet werden. Die Torsion der männlichen Terminalia ist offensichtlich als Anpassung an die erschwerten Kopulationsbedingungen in der marinen Gezeitenzone aber, wie das Hypopygium inversum der in beiden Geschlechtern vollgefögelten Gattungen *Thalassomyia*, *Telmatogelon* und *Paraclunio* zeigt, unabhängig von der Reduktion der Flügel in verschiedenen Verwandtschaftskreisen konvergent ausgebildet worden, so z. B. auch innerhalb der *Tanytarsini* bei der marinen *Pontomyia* EDW. (vgl. HASHIMOTO 1959).

### B. Die Stellung der Gattung *Clunio* innerhalb der Tribus *Metriocnemini*

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass sämtliche Metamorphosestadien die Gattung *Clunio* als Angehörigen der um die Gattungen *Smittia* und *Thalassosmittia* gruppierten terrestrischen Formenkreise der *Orthoclaadiinae* – *Metriocnemini* ausweisen. Damit wird für die Gattung *Clunio* die bereits von ZAVŘEL (1941, p. 24) geäußerte Vermutung bestätigt, dass die Larven der *Clu-*

<sup>1</sup> SAUNDERS stellt seine Arten in die Gattung *Camptocladus* v. d. W. und vergleicht sie mit *Camptocladus stercorarius* (Deg.) und *Smittia aterrima* (Meig.) (vgl. STRENZKE & REMMERT 1957, p. 265)

*nioninae* »an die besonderen Verhältnisse ihres Biotops angepasste . . . Abkömmlinge (vielleicht auch heterogene) der *Metriocnemini*-Larven sind«<sup>1</sup>.

Die Gattung *Smittia* bildet in dem von BRUNDIN (1956) anhand imaginaler Merkmale entwickelten System innerhalb der Tribus *Metriocnemini* eine eigene Gruppe, die von STRENZKE & REMMERT (1957) um die Gattungen *Parasmittia* und *Thalassosmittia* erweitert wurde. Sowohl die Jugendstadien wie die Imagines lassen erkennen, dass die Merkmalsbeziehungen von *Clunio* zu *Thalassosmittia* viel enger sind als zu *Smittia* und *Parasmittia*. Da die Einbeziehung von *Clunio* in die *Smittia*-Gruppe den dieser Gruppe durch BRUNDIN gegebenen Rahmen sprengen würde, erscheint es erforderlich, 2 Gruppen mit folgender Kennzeichnung zu unterscheiden:

1. Die *Smittia*-Gruppe mit den Gattungen *Smittia* Holmgr. und *Parasmittia* Str.

Imago (♂): Letztes Antennenglied mit Apikalborste. Analspitze des Hypopygs lang und schmal; Stylus des Hypopygs stets mit Endgriffel.

Puppe: Abdominaltergit IX nicht als rechteckige oder trapezförmige Platte ausgebildet, ohne lange Borsten oder dornartig ausgezogene Ecken.

Larve: Antennengeißel mit 3 Gliedern, von denen die beiden letzten stark reduziert sind. Nebenstift der Antennenborste kurz. Keine langen Präanalborsten vorhanden. Nachschieber zu einem unpaaren ventralen Kriechwulst verschmolzen.

2. Die *Clunio*-Gruppe.<sup>2</sup>

Imago (♂): Letztes Antennenglied ohne Apikalborste. Analspitze des Hypopygs breit gerundet, dicht mit Mikrotrichien besetzt; oder eine grosse Medianplatte ausgebildet. Stylus des Hypopygs oft ohne Endgriffel.

Puppe: Abdominaltergit IX als rechteckige oder trapezförmige Platte ausgebildet, die 2 + 2 lange Borsten oder 2 + 2 dorn bis höckerartige Fortsätze trägt.

Larve: Antennengeißel mit 4 Gliedern. Nebenstift der Antennenborste länger als das 1. Geißelglied. IX. Abdominalsegment mit paarigen Nachschiebern und langen Präanalborsten.

Die Gattungen der *Clunio*-Gruppe lassen sich zunächst nur anhand imaginaler Merkmale diagnostizieren:

a. *Thalassosmittia* Str. & Remmert. Beide Geschlechter voll geflügelt, Halteren vorhanden.

Palpen 4 gliedrig. Tibia III mit Kamm. Hypopyg (♂) normal, Coxit meist mit einem oder mehreren Loben.

b. *Eretmoptera* Kellog. Brachypter (♂, ♀), die bandförmigen aderlosen Flügel reichen bis zum IV. Abdominalsegment. Halteren vorhanden. Palpen 4 gliedrig. Tibia III ausser dem Sporn mit einem aus 3 langen Borsten bestehenden reduzierten Kamm. – Das ♂ von *Eretmoptera* hat nach der Figur von KELLOG (1900, p. 82, fig. 1) ein normal gestelltes Hypopyg. Auf andere Übereinstimmungen zwischen *Eretmoptera* und *Smittia* hat schon WIRTH (1949, p. 155, 159) hingewiesen.

c. *Belgica* Jacobs. Die zurückgebildeten Flügel erreichen nicht das Abdomen. Halteren fehlen. Palpen 4 gliedrig. – KEILINS (1943, p. 223, fig. 5) Abbildung der Larvenmaxille zeigt die zu erwartende Übereinstimmung mit der Maxille von *Thalassosmittia*, *Clunio* und *Tethymyia*.

<sup>1</sup> Die *Metriocnemini* im Sinne von ZAVŘEL haben allerdings einen anderen Umfang, als er der hier akzeptierten Auffassung von BRUNDIN entspricht (vgl. BRUNDIN 1956, p. 47).

<sup>2</sup> Die Gruppencharaktere gelten zunächst nur für die ausreichend bekannten Gattungen *Thalassosmittia*, *Clunio* und *Tethymyia*. Die definitive systematische Stellung der Gattungen *Eretmoptera* und *Belgica* wird sich erst anhand einer erneuten Untersuchung aller Metamorphosestadien klären lassen.

d. *Clunio* Haliday. ♂ mit voll entwickelten Flügeln und Halteren. Beim ♀ Flügel stark oder ganz zurückgebildet, Halteren fehlen, Palpen eingliedrig. Tibia III ohne Kamm. Hypopyg (♂) invers; Coxit ohne Loben.

e. *Tethymyia* Wirth.<sup>1</sup> Flügel bei beiden Geschlechtern rudimentär. Palpen eingliedrig. Tibia III ohne Kamm. Hypopyg (♂) invers, Coxit ohne Loben.

Die Larve von *Tethymyia* zeigt in allen untersuchten Merkmalen den gleichen Grundbauplan wie die *Clunio*-Larve. Die (generischen?) Unterschiede sind der Tabelle von WIRTH (1949, p. 157) zu entnehmen (für die Maxille vgl. Fig. 38). Der Analwulst ist weit dorsalwärts verlagert, so dass er die Verlängerung des caudal im Gegensatz zu *Clunio* nicht-vorgezogenen Präanalsegments bildet. Die sockelförmigen hinteren Fussstummel sind auffallend kurz. Der Bau des Hinterendes gibt einen Hinweis darauf, wie sich der innerhalb der *Orthocladinae* isoliert stehende unpaare Kriechwulst der *Smittia*- und *Parasmittia*-Larve aus paarigen Nachschiebern ableiten lässt. Die Chaetotaxie des Präanal- und Analsegments von *Tethymyia* stimmt mit *Clunio* überein.

Der Versuch, die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der beiden Gruppen so darzustellen, dass der Richtungssinn der phylogenetischen Beziehungen zum Ausdruck kommt, setzt die Unterscheidung zwischen ursprünglicher (plesiomorpher bzw. plesiöker) und abgeleiteter (apomorpher bzw. apöker) Ausprägungsstufe der für die Charakterisierung der einzelnen Genera zur Verfügung stehenden Merkmale voraus (HENNIG 1956). Die habituell stark hervortretenden Merkmale, welche die Gattungen *Eretmoptera*, *Belgica*, *Clunio* und *Tethymyia*, sowie einen Teil der *Thalassosmittia*-Arten auszeichnen, stellen zwar Vereinfachungen der normalen *Orthocladinae*-Organisation dar, doch ist es, wie bereits erwähnt, nicht gerechtfertigt, sie deswegen als plesiomorph zu bezeichnen und aus ihnen auf ein hohes phylogenetisches Alter der gesamten Verwandtschaftsgruppe zu schließen. Die Apterie bzw. Brachypterie sowie die geringe Gliederzahl der Antennen und Palpen bei den Imagines können vielmehr mit Sicherheit auf Rückbildungserscheinungen an ursprünglich stärker differenzierten Strukturen zurückgeführt und müssen demnach als apomorph bewertet werden. Abgeleitet sind ferner das Hypopygium inversum der ♂♂ und wahrscheinlich das Fehlen der Kämmen an den Tibien der Hinterbeine. Im Gegensatz zu THIENEMANN (1954, p. 576), der die Clunioninae als ursprüngliche Meerestiere bezeichnet, die »primär ein 'marin-litorales Entwicklungs- und Entfaltungszentrum' besitzen«, wird auch die marine Lebensweise als abgeleitet (apök) aufgefasst. Für andere Merkmale (z.B. die intersegmentalen Dörnchenquerbänder der Puppe, die Flügelmakrotrichien von *Parasmittia*) ist dagegen bei dem heutigen Stand der Chironomidensystematik noch keine Entscheidung über die Ausprägungsstufe möglich. Die daraus resultierenden Vorbehalte müssen bei der Bewertung des in Fig. 41 wiedergegebenen Gruppierungsschemas berücksichtigt werden. Es wird darin der Versuch gemacht, anhand der Verteilung der apomorphen und apöken Merkmalsstufen die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der *Smittia*- und *Clunio*-Gruppe darzustellen. Das Schema wird sich vermutlich im Bereich der Gattungen *Thalassosmittia*, *Eretmoptera* und *Belgica* noch weiter ausbauen lassen.

<sup>1</sup> Herrn Dr. W. W. WIRTH, Washington, bin ich für das mir überlassene Material sämtlicher Metamorphosestadien von *Tethymyia aptena* Wirth zu Dank verpflichtet.

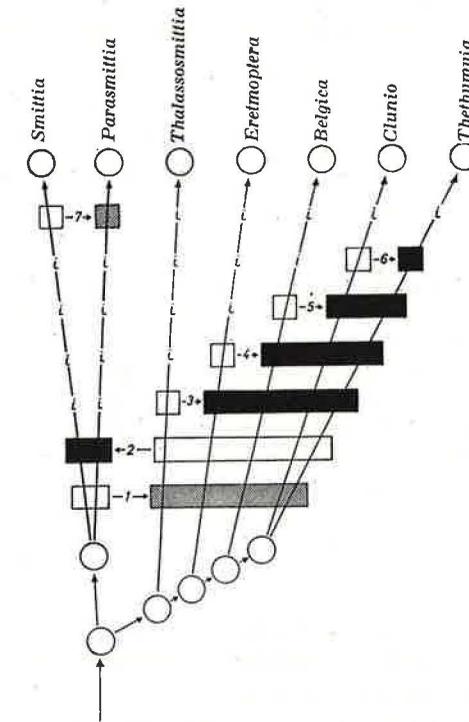


Fig. 41. Phylogenetische Beziehungen der Gattungen der *Smittia*- und *Clunio*-Gruppe in der Darstellungsweise des Argumentierungsschemas von HENNIG (1956). Die als monophyletisch angesehenen Gruppen sind durch den gemeinsamen Besitz der abgeleiteten (apomorphen bzw. apöken) Ausprägungsstufe eines Merkmalspaars ausgezeichnet. Schwarze Rechtecke bezeichnen Merkmale, deren Apomorphie als gesichert gelten kann; schraffierte Rechtecke stehen für Merkmale, die vermutlich apomorph bzw. apök sind; die plesiomorphe oder plesiöke Ausprägungsstufe ist in beiden Fällen weiss gelassen. »1« zeigt an, dass die Verwandtschaftsgruppe für das Merkmal indifferent ist. Die Merkmale sind durch arabische Ziffern gekennzeichnet; es bedeuten: 1 limnische bzw. terrestrische → marine Lebensweise, 2 paarige Nachschieber → unpaarer ventraler Kriechwulst (Larve), 3 ♀-Imago voll geflügelt → ♀ brachypter oder apter und Hypopyg (♂-Imago) normal → invers (fraglich für *Eretmoptera*), 4 Halteren vorhanden → fehlen (♀-Imago), 5 Palpen 4 gliedrig → eingliedrig (Imago), 6 ♂ voll geflügelt → Flügel des ♂ zurückgebildet (Imago), 7 Flügel ohne → mit Makrotrichien (Imago) und Intersegmentalhäute ohne → mit Dörnchenquerbändern (Puppe).

Vor allem ist zu klären, ob den kanadischen *Thalassosmittia*-Arten (*Th. marinus* Saund., *Th. clavicornis* Saund.), die sich morphologisch durch mehrere Merkmale den übrigen Gattungen der *Clunio*-Gruppe nähern, eine phylogenetische Sonderstellung eingeräumt werden muss.

### C. Die systematische Stellung der *Telmatogeton*-Gruppe

Nachdem damit die systematische Stellung von *Clunio* als Repräsentant einer die Gattungen *Thalassosmittia*, *Eretmoptera*, *Belgica*, *Clunio* und *Tethymyia* umfassenden Schwestergruppe der *Smittia*-Gruppe innerhalb der *Orthocladinae*-Tribus *Metriocnemini* (im Sinne BRUNDINS 1956) präzisiert worden ist, erhebt sich die Frage, ob auch die bisher nicht erwähnten Gattungen (*Thalassomyia* Schin.,

*Telmatogeton* Schin., *Paraclunio* Kieff., *Psammathiomyia* Deby, *Halirytus* Eaton), die von den Autoren zu den *Clunioninae* gestellt werden, dieser Teilgruppe eingefügt werden dürfen. Die damit erneut angeschnittene, bereits einleitend (S. 1) formulierte Frage nach der phylogenetischen Homogenität der *Clunioninae* ist mit Ausnahme von ZAVŘEL (1932, 1941) von den meisten Autoren, wie im folgenden gezeigt wird, zu Unrecht, bejaht worden.

WIRTH (1949, p. 154) kommt auf Grund seiner Revision der *Clunioninae* zu dem Ergebnis, dass »the present definition of the subfamily on the several strong adult characters proposed by EDWARDS and accepted by nearly all present workers as well as the lack of good characters of the immature stages to the contrary, is strongly opposed to the multiple origin idea. The subfamily is therefore considered to be a homogeneous phylogenetic group«. Im Gegensatz dazu steht der von WIRTH selber erarbeitete Befund, dass sich die Gattungen der *Clunioninae* in zwei Gruppen gliedern lassen, die von WIRTH als Tribus *Clunionini* (*Clunio*, *Belgica*, *Tethymyia*, *Eretmoptera*) und *Telmatogetonini* (*Thalassomyia*, *Paraclunio*, *Halirytus*, *Psammathiomyia*) bezeichnet werden. Diese beiden Tribus sind nach WIRTH (1949, p. 153) nicht näher miteinander verwandt; »they may actually have been derived from a different ancestral stock, having come to occupy their present position by evolutionary convergence« (vgl. BRUNDIN 1956, p. 45).

Eine detaillierte morphologische Analyse sämtlicher Vertreter der *Clunioninae* liegt ausserhalb der Ziele und des materialbedingten Rahmens dieser Arbeit. Bereits anhand der in der Literatur vorliegenden Daten (TOKUNAGA, WIRTH), ergänzt durch die erneute Untersuchung, besonders der als Beispiel herausgegriffenen Larvenmaxille, je einer Art der Gattungen *Telmatogeton* und *Paraclunio*<sup>1</sup> lassen sich jedoch die folgenden Differenzen der *Telmatogetonini* gegenüber *Thalassosmittia*, *Clunio* und *Tethymyia* als wesentlich herausstellen:

1. Larve. Die Sensillen des Labrums sind basal nicht von Schuppen überdeckt, die S I sind einfache Spitzborsten. Die Chaetae des Labrums sind ungefiedert. Die Maxille (Fig. 39, 40) repräsentiert durch den stark sklerotisierten, ungegliederten Palpus, auf dessen Apikalfläche sämtliche Sensillen eng nebeneinander stehen, einen Bautypus, wie er unter den terrestrischen Formenkreisen der *Metriocnemini* nicht auftritt. Das Bisensillum (*bis*), das bei den terrestrischen *Orthoclaadiinae* (z.B. *Smittia*, Fig. 35; vgl. STRENZKE 1950) sowie der *Clunio*-Gruppe (Fig. 36, 37, 38) von zwei dicht nebeneinander auf dem Maxillarpalpus stehenden keulen- bis schlauchförmigen Sinnesborsten gebildet wird, ist in dieser Form und Position bei *Telmatogeton* und *Paraclunio* nicht vorhanden. (Die Maxille von *Thalassomyia* ist nach den Abbildungen von WIRTH, 1947 a, p. 127, fig. 16; 1952 f, p. 309, fig. 5, der von *Telmatogeton* sehr ähnlich). Die Chaetotaxie des Präanalsegments ist durch die hohe Zahl der Borsten ausgezeichnet; es finden sich bei *Telmatogeton* und *Paraclunio* jederseits ausser den langen Präalarborsten 15–16 Borsten (gegenüber 5 bei *Clunio* und *Tethymyia*). Der Bau des Hinterendes entspricht, abgesehen von dem Fehlen der präanal Borstenträger, dem aquatischer *Orthoclaadiinae*-Larven.

<sup>1</sup> Der Vergleich wurde an *Telmatogeton pacificus* Tok. und *Paraclunio alaskensis* (Coqu.) durchgeführt. Das Material beider Arten verdanke ich Herrn Dr. W. W. WIRTH, Washington.

Bei eingehender Untersuchung grösseren Materials werden sich, besonders in der Labrum – Clypeus – Region, noch weitere Unterschiede finden lassen.

2. Puppe. Prothorakalhorn vorhanden; die Trachee bildet eine lange, zylindrische Filzkammer und mündet in einer rosettenförmigen Pore (vgl. SAUNDERS 1928, p. 533, fig. 5 k; WIRTH 1947 a, p. 133, fig. 22, 23, 1947 c, p. 179, fig. 6). Das letzte Abdominalsegment bildet einen im Umriss etwa kreisförmigen, schräggestellten, stark sklerotisierten Analdiskus, dessen Lateralkanten mehr oder weniger dicht mit fransenförmigen Lamellen besetzt sind (vgl. z.B. TOKUNAGA 1935 a, fig. 1–5; WIRTH 1947 a, p. 133, fig. 25, 26; 1947 c).

3. Imago. 2. Tarsusglied der Hinterbeine länger als 3. Tarsusglied; 4. Tarsusglied aller Beine herzförmig; 5. Tarsusglied einfach oder tief 3 lappig. Augen nackt. Abdomen des ♀ zu einem spitz auslaufenden Ovipositor ausgezogen (nach WIRTH 1949, p. 156). – Auch bei den Imagines werden sich bei eingehender Analyse wahrscheinlich noch weitere, wesentlichere Unterschiede zur *Clunio*-Gruppe nachweisen lassen, z.B. in der schon von BRUNDIN (1956, p. 46) hervorgehobenen eigenartigen Chaetotaxie des Thorax.

Ob auch Beziehungen zwischen der systematischen Gliederung und der geographischen Verbreitung bestehen, lässt sich zur Zeit in Anbetracht der unterschiedlichen faunistischen Kenntnis der einzelnen Küstenregionen noch nicht entscheiden. LENZ (1950, p. 24), der glaubt, solche Beziehungen feststellen zu können, geht von der falschen Voraussetzung aus, dass *Clunio* seinen »Schwerpunkt zweifellos im europäischen Raum bzw. darüber hinaus in der paläarktischen Zone« hat (vgl. STONE & WIRTH 1947).

Die *Telmatogeton*-Gruppe nimmt also morphologisch in allen Metamorphosestadien eine viel ausgeprägtere Sonderstellung gegenüber der *Clunio*-Gruppe ein als die *Smittia*-Gruppe. Die sie charakterisierenden Merkmale können grösstenteils als relativ plesiomorph im Vergleich zu der – als Angehörige der *Metriocnemini* relativ apomorph (vgl. BRUNDIN 1956) – *Smittia*- und *Clunio*-Gruppe bezeichnet werden; z.B. der Bau des Hinterendes der Larve, das Prothorakalhorn der Puppe, die Chaetotaxie des Thorax und nach BRUNDIN (1956, p. 45) auch das Flügelgeäder sowie das Hypopyg der Imago. Als apomorph darf der Analdiskus der Puppe und das inverse Hypopygium der Imago gelten. Nach HENNIGS (1950, p. 60) Definition der phylogenetischen Verwandtschaft bilden die *Clunioninae* im Sinne der Autoren also keine natürliche Einheit. Analog zu der Situation, wie sie bei den »*Diamesinae*« vor der Revision durch PAGAST (1947) vorlag, sind in der Unterfamilie bzw. Tribus *Clunioninae* bisher vielmehr zwei Taxa vereinigt worden, die in Übereinstimmung mit der von EDWARDS (1926, p. 784) ursprünglich vertretenen, später (1929, p. 370) aber wieder aufgegebenen Auffassung von verschiedenen Stammformen der *Orthoclaadiinae* abgeleitet werden müssen.

Das eine dieser Taxa, die *Clunio*-Gruppe in der oben begründeten Abgrenzung, ist hier als Schwestergruppe der terrestrischen *Smittia*-Gruppe innerhalb der nach BRUNDIN (1956) phylogenetisch relativ jungen Tribus *Metriocnemini* gekennzeichnet worden. Die andere Einheit, die im Umfang der Tribus *Telmatogetonini* (WIRTH) entsprechen dürfte, bildet eine wahrscheinlich wesentlich ältere, ebenfalls mono-

phyletische Abstammungsgemeinschaft. Sie gehört nicht in die engere Verwandtschaft der *Smittia*- und *Clunio*-Gruppe und vermutlich überhaupt nicht zu den *Metriocnemini*. An welche Verwandtschaftsgruppen der *Orthoclaadiinae* die *Telmatogetonini* angeschlossen bzw. in welche Gruppen sie eingeordnet werden können, muss noch offen bleiben. Nach ZAVŘEL (1941, p. 24) lassen *Paraclunio*, *Telmatogeton* und *Halirytus* im Larvenstadium nähere Beziehungen zu den *Diamesini* erkennen. Die Übereinstimmungen zwischen der Imago von *Thalassomyia* und bestimmten *Tanyptinae* sowie der Bau des *Thalassomyia*-Flügels deuten nach BRUNDIN (1956, p. 47) ebenfalls auf nahe Verwandtschaft mit plesiomorphen *Orthoclaadiinae* hin. Diese Hinweise zeigen, an welchen Stellen des Systems die Suche nach den Stammformen der um *Telmatogeton* gruppierten Gattungen Erfolg verspricht. Erst wenn diese Untersuchungen durchgeführt worden sind, wird sich auch die Frage nach dem absoluten systematischen Rang der *Telmatogeton*-Gruppe beantworten lassen; vorläufig erscheint es zweckmässig, sie als eine den *Protanyptini*, *Diamesini*, *Orthoclaadiini* und *Metriocnemini* gleichrangige Tribus (*Telmatogetonini*) zu führen.

#### IV. ZUSAMMENFASSUNG

Die Metamorphosestadien des als Bewohner der europäischen Meeresküsten bekannten *Clunio marinus* Hal. (*Dipt.*, *Chironomidae*) werden beschrieben und abgebildet. Anhand der Analyse der Merkmalsbeziehungen wird gezeigt, dass die Gattung *Clunio* kein Taxon von höherem systematischem Rang repräsentiert, sondern in die enge Verwandtschaft der um die Gattungen *Smittia* Holmgr. und *Thalassomyia* Str. & Rmt. gruppierten terrestrischen Formenkreise der *Orthoclaadiinae* zu stellen ist. Sie bildet mit den Gattungen *Thalassomyia*, *Eretmoptera* Kell., *Belgica* Jac. und *Tethymyia* Wirth als *Clunio*-Gruppe eine Abstammungsgemeinschaft, deren systematische Stellung innerhalb der *Orthoclaadiinae*-Tribus *Metriocnemini* als Schwestergruppe der *Smittia*-Gruppe präzisiert wird. Die Gattungen *Thalassomyia* Schin., *Telmatogeton* Schin., *Paraclunio* Kieff., *Psammathomyia* Deby und *Halirytus* Eat. gehören dieser Abstammungsgemeinschaft nicht an, sondern bilden eine wahrscheinlich phylogenetisch homogene Verwandtschaftsgruppe, die vermutlich an stärker plesiomorphe *Orthoclaadiinae* anzuschliessen ist. Die auf *Clunio* begründete Unterfamilie *Clunioninae* bzw. Tribus *Clunionini* kann also weder nomenklatorisch noch in dem von den Autoren angenommenen Umfang inhaltlich aufrecht erhalten werden.

#### V. SUMMARY

The metamorphic instars of *Clunio marinus* Hal., known as an inhabitant of European sea-shores, are described and figured. It is shown by comparative morphological analysis that the genus *Clunio* does not represent a taxon of higher systematic rank, but is to be considered as closely related to the terrestrial *Chironomidae* grouped around the genera

*Smittia* Holmgr. and *Thalassomyia* Str. & Rmt. As the *Clunio* group, it forms — together with the genera *Thalassomyia* Str. & Rmt., *Eretmoptera* Kell., *Belgica* Jac., and *Tethymyia* Wirth — a unit of common phylogenetic origin whose systematic position within the tribe *Metriocnemini* of the subfamily *Orthoclaadiinae* is exactly comparable to that of the *Smittia* group. The genera *Thalassomyia* Schin., *Telmatogeton* Schin., *Paraclunio* Kieff., *Psammathomyia* Deby, and *Halirytus* Eat. do not belong to this unit of common origin, but form a probably phylogenetically homogeneous group which can presumably be referred to the more strongly plesiomorphic *Orthoclaadiinae*. Thus neither the subfamily *Clunioninae* nor the tribe *Clunionini*, based on the genus *Clunio*, can be maintained, either with regard to nomenclature or to the composition recognized by previous authors.

#### LITERATUR

- ABUL-NASR, S. E., 1950: Structure and development of the reproductive system of some species of Nematocera (order Diptera: suborder Nematocera). - Phil. Trans. R. Soc. London (B) 234, 339 - 396.
- BAUER, H., 1957: Chromosomenstruktur und -funktion. Ergebnisse der Untersuchungen an Riesenchromosomen. - Jahrb. Max-Planck-Ges. 1957, 23 - 39.
- BEQUAERT, M. & M. GOETGHEBUER, 1913: Deux Chironomides marins capturés sur le littoral belge. - Ann. Soc. Entomol. Belge 57, 370 - 377.
- BEZZI, M., 1913: *Clunio adriaticus* Schiner var. *balearicus* nov. (Diptères.). - Arch. zool. expér. gén. 51, 501 - 519.
- BRUNDIN, L., 1956: Zur Systematik der *Orthoclaadiinae* (Dipt. Chironomidae). Inst. Freshwater Res. Drottningholm, - Rep. 37, 1 - 185.
- CASPERS, H., 1951: Rhythmische Erscheinungen in der Fortpflanzung von *Clunio marinus* (Dipt. Chiron.) und das Problem der lunaren Periodizität bei Organismen. - Arch. Hydrobiol. Suppl. 18, 415 - 594.
- EDWARDS, F. W., 1926: On marine Chironomidae (Diptera); with descriptions of a new genus and four new species from Samoa. - Proc. Zool. Soc. London 1926, 779 - 806.
- » - 1929: British non-biting midges (Diptera, Chironomidae). - Trans. Entomol. Soc. London 77, 279 - 430.
- GOETGHEBUER, M., 1950: Tendipedidae-Clunioninae, in: E. LINDNER, Die Fliegen der palaearktischen Region, Lfg. 163, 1 - 7. - Stuttgart.
- GOUIN, F. J., 1959: Le thorax imaginal des Insectes à la lumière des travaux récents. - Ann. Biol. 35, 269 - 303.
- HOLIDAY, A. H., 1855: Descriptions of insects figured, and references to plates illustrating the notes on Kerry insects. - Nat. Hist. Rev. 2, 59 - 64.
- HASHIMOTO, H., 1957: Peculiar mode of emergence in the marine chironomid *Clunio* (Diptera, Chironomidae). - Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku (B) 8, 217 - 226.
- » - 1959: Notes on *Pontomyia natans* from Sado (Diptera, Chironomidae). - Ibid 9, 57 - 64.
- HENNIG, W., 1950: Die Larvenformen der Dipteren. 2. Teil. - 458 pp. Berlin.
- » - 1956: Systematik und Phylogenese. - Ber. Hundertjahrfeier Dtsch. Ent. Ges. Berlin, 50 - 71.
- KEILIN, D., 1913: Diptères. *Belgica antarctica* Jacobs, in: Charcot, Deuxième Expédition Antarctique Française (1908 - 1910), 217 - 230. - Paris.
- KELLOG, V. L., 1900: An extraordinary new maritime fly. - Biol. Bull. 1, 81 - 87.
- KIEFFER, J. J., 1913: Nouvelle étude sur les Chironomides de l'Indian Museum de Calcutta. - Rec. Indian Mus. 9, 149 - 197.
- LENZ, F., 1950: Tendipedidae-Clunioninae. B. Die Metamorphose der Clunioninae, in: E. LINDNER, Die Fliegen der palaearktischen Region, Lfg. 163, 8 - 23. - Stuttgart.
- OKA, H., 1930: Morphologie und Ökologie von *Clunio pacificus* Edwards (Diptera, Chironomidae). Zool. Jahrb. (Syst.) 59, 253 - 280.
- PAGAST, F., 1947: Systematik und Verbreitung der um die Gattung *Diamesa* gruppierten Chironomiden. - Arch. Hydrobiol. 41, 435 - 596.
- PALMÉN, E. & B. LINDBERG, 1959: The marine midge, *Clunio marinus* Hal. (Dipt., Chironomidae), found in brackish water in the Northern Baltic. - Internat. Rev. Hydrobiol. 44, 384 - 394.
- REMANE, A., 1952: Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. - VI + 400 pp. Leipzig.

- REMMERT, H., 1955: Ökologische Untersuchungen über die Dipteren der Nord- und Ostsee. - Arch. Hydrobiol. 51, 1 - 53.
- SAUNDERS, L. G., 1928: Some marine insects of the Pacific coast of Canada. - Ann. Entomol. Soc. Amer. 21, 521 - 545.
- SCHINER, J. R., 1856: Anmerkungen zu dem im Bande V, pag. 13 dieser Verhandlungen abgedruckten Aufsätze Frauenfeld's: Beitrag zur Insekten-Geschichte. - Verh. zool.-bot. Ver. Wien 6, 215 - 224.
- STONE, A. & W. W. WIRTH, 1947: On the marine midges of the genus *Clunio* Haliday (Diptera, Tendipedidae). Proc. Entomol. Soc. Washington 49: 8, 201 - 224.
- STRENZKE, K., 1950: Systematik, Morphologie und Ökologie der terrestrischen Chironomiden. - Arch. Hydrobiol., Suppl. 18, 207 - 414.
- » - 1959: Revision der Gattung *Chironomus* Meig. I. Die Imagines von 15 norddeutschen Arten und Unterarten. Arch. Hydrobiol. 56, 1 - 42.
- STRENZKE, K. & H. REMMERT, 1957: Terrestrische Chironomiden. XVII. *Thalassosmittia thalassophila* (Bequ. u. Goetgh.). Kieler Meeresforsch. 13, 263 - 274.
- THIENEMANN, A., 1921: Zur Kenntnis der Salzwasser-Chironomiden. Arch. Hydrobiol., Suppl. 2, 443 - 471.
- » - 1954: *Chironomus*. Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden. - XVI + 834 pp. Stuttgart (Die Binnengewässer 20).
- TOKUNAGA, M., 1935 a: Chironomidae from Japan (Diptera), IV. The early stages of a marine midge, *Telmatogeton japonicus* Tokunaga. - Philipp. Journ. Sci. 57, 491 - 509.
- » - 1935 b: Chironomidae from Japan (Diptera). V. Supplementary report on the Clunioninae. - Mushi 8, 1 - 20.
- WIRTH, W. W., 1947 a: Notes of the genus *Thalassomyia* Schiner, with descriptions of two new species (Diptera: Tendipedidae). - Proc. Hawaiian Entomol. Soc. 13, 117 - 139.
- » - 1947 b: A review of the genus *Telmatogeton* Schiner, with descriptions of three new Hawaiian species (Diptera: Tendipedidae). - Ibid. Soc. 13, 143 - 191.
- » - 1949: A revision of the Clunioninae midges with descriptions of a new genus and four new species. (Diptera: Tendipedidae). - Univ. Calif. Publ. Entomol. 8: 4, 151 - 182.
- » - 1952: Notes on marine midges from the Eastern United States (Diptera, Tendipedidae. (= Chironomidae). - Bull. Mar. Sci. Gulf and Caribb. 2, 307 - 312.
- ZAVŘEL, J., 1932: Mořský Pakomár z Rabu. - Čas. Čsl. Spol. Entomol. 3, 99 - 105.
- » - 1941: Chironomidarum Larvae et Nymphae IV. (Genus *Metriocnemus* v.d.Wulp.). - Acta Soc. Sci. Nat. Morav. 13, 1 - 28.

## SELOSTUS

## CLUNIO-SURVIAISSÄÄSKISUVUN MUODONVAIHDOS JA SUKULAISSUUSHUUTEET

Tutkimuksessa esitetään mereisen *Clunio marinus* -surviaissääsken toukan, kotelon ja aikuisen uusi, entistä yksityiskohtaisempi kuvaus. Monien eri rakennetunomerkkien perusteella tullaan siihen tulokseen, että eräät terrestriset surviaissääskisuvut ovat *Clunio*-suvun lähimpiä sukulaisia. Tästä seuraa, ettei *Clunio*-sukua ja sen lähimpiä sukulaisia varten tarvita erillistä alaheimoa tai muuta saman tapaista systemaattista yksikköä, kuten eräät aikaisemmat tutkijat ovat otaksuneet.

ANNALES ZOOLOGICI SOCIETATIS ZOOLOGICÆ BOTANICÆ FENNICÆ 'VANAMO'  
(ANN. ZOOL. SOC. 'VANAMO')  
TOM. 22. N:o 5.  
SUOMALAISEN ELÄIN- JA KASVITIEEELLISEN SEURAN VANAMON ELÄINTIEEELLISIÄ JULKAISUJA  
OSA 22. N:o 5.

DIE MOLLUSKENFAUNA DES  
BRACKWASSERGEBIETES BEI TVÄRMINNE,  
SÜDWESTFINNLAND

LAURI KOLI

(Aus dem Zoologischen Institut und der Zoologischen Station Tvärminne  
der Universität Helsinki, Finnland)

2 Abbildungen

Selostus:

Nilviäisten levinnäisyydestä murtovedessä Tvärminnen seudulla

HELSINKI 1961